

AD-A039 888

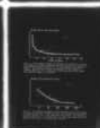
OFFICE OF NAVAL RESEARCH ARLINGTON VA  
ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES U.S.--U.S.S.R. COOPERATIVE PROGR--ETC(U)  
APR 77 J D COSTLOW

F/G 8/1

UNCLASSIFIED

NL

1 of 5  
ADA039 888





AD A 039888

8

77-14

8.6

# Ecology of Foraging Communities

U.S.-U.S.S.R. Cooperative Program

Research, North Carolina,  
USA, 1975

Экология кормящихся сообществ  
США-СССР. Коммунальное Исследования

Исследования, Северная Каролина,  
США, 1975

AD No. 1  
DOC FILE COPY

DISTRIBUTION STATEMENT A  
Approved for public release;  
Distribution Unlimited

DOC  
MAY 25 1977  
151

UNCLASSIFIED

SECURITY CLASSIFICATION OF THIS PAGE (When Data Entered)

| REPORT DOCUMENTATION PAGE   |                       | READ INSTRUCTIONS<br>BEFORE COMPLETING FORM  |
|---|-----------------------|--|
| 1. REPORT NUMBER  | 2. GOVT ACCESSION NO. | 3. RECIPIENT'S CATALOG NUMBER  |
| 4. TITLE (and Subtitle)<br>The Ecology of Fouling Communities<br>Proceedings of the U.S.-U.S.S.R. Workshop within<br>the Program 'Biological Productivity and Biochem-<br>istry of the World's Oceans'  |                       | 5. TYPE OF REPORT & PERIOD COVERED<br>Final Report of Workshop<br>held 16-23 November 1975 |
| 7. AUTHOR(s)<br>Editor, John D. Costlow   |                       | 6. PERFORMING ORG. REPORT NUMBER   |
| 9. PERFORMING ORGANIZATION NAME AND ADDRESS<br>Office of Naval Research<br>Code 484/NORDA Code 440<br>Arlington, VA 22217   |                       | 8. CONTRACT OR GRANT NUMBER(s)<br>N00014-75-C-1081   |
| 11. CONTROLLING OFFICE NAME AND ADDRESS<br>12442P.  |                       | 10. PROGRAM ELEMENT, PROJECT, TASK<br>AREA & WORK UNIT NUMBERS<br>NR 104-351               |
| 14. MONITORING AGENCY NAME & ADDRESS (if different from Controlling Office)<br>Ecology of Fouling Communities<br>U.S.-U.S.S.R. Cooperative Program<br>Beaufort, North Carolina, U.S.A. 1975   |                       | 12. REPORT DATE<br>11 Apr 1977   |
|   |                       | 13. NUMBER OF PAGES<br>232-English, 230-Russian  |
|   |                       | 15. SECURITY CLASS. (of this report)<br>UNCLASSIFIED                                       |
| 16. DISTRIBUTION STATEMENT (of this Report)<br>APPROVED FOR PUBLIC RELEASE;<br>DISTRIBUTION UNLIMITED   |                       | 15a. DECLASSIFICATION/DOWNGRADING<br>SCHEDULE  |
| 17. DISTRIBUTION STATEMENT (of the abstract entered in Block 20, if different from Report)<br>040 655   |                       |  |
| 18. SUPPLEMENTARY NOTES   |                       |  |
| 19. KEY WORDS (Continue on reverse side if necessary and identify by block number)<br>Ecology; Fouling Communities; Biofouling; Boring Organisms; Benthic<br>Communities; Community Dynamics; Invertebrates   |                       |  |
| 20. ABSTRACT (Continue on reverse side if necessary and identify by block number)<br>Under the US/USSR Agreement in Oceanography, specifically the section on "Bio-<br>logical Productivity and Biochemistry of the World's Oceans," provision has<br>been made for a program to consider the ecology of fouling and boring communi-<br>ties. The basic objectives of the first workshop held at Beaufort, North<br>Carolina, November 16-23 1975, were to review current research in both the<br>United States and the Soviet Union, consider which aspects of the research<br>might warrant further expansion and elaboration, and to plan which phases of<br>the research might be developed into a cooperative program involving (Cont'd) |                       |  |

UNCLASSIFIED

SECURITY CLASSIFICATION OF THIS PAGE (When Data Entered)

Soviet and U.S. scientists.

Through review papers, abstracts describing specific results of individual research projects, and discussions between <sup>25 U.S.</sup> twenty five scientists from institutions with the United States and <sup>5 Soviet</sup> five scientists from institutions within the Soviet Union, current research involving the adult and larval ecology of those species comprising the fouling communities of the world's oceans were considered. Special emphasis was placed on the interrelationships between the adult and larval stages and how fouling communities are maintained, including the following subtopics: how morphological and physiological characteristics relate to reproductive success of populations and how larval characteristics and behavior may be modified by the environment; how the direction and velocity of currents, coupled with behavior of the larvae, may affect dispersal between geographically separated populations; taxonomic differences between geographically separated populations of adults; how the genetic basis for differences between and within geographically separated populations may be determined through laboratory experimentation; the role of larval dispersal in determining the genetic characteristics of populations; and an analysis of niche structure, diversity, and species packing of relevant communities. *This volume contains both English and Russian versions of the text.* A

In addition to the Introduction and Summary and Recommendations produced by the Workshop, twenty six papers were presented, nine of which are printed in their entirety in this report, while the remainder are represented by abstracts. The official report of the Workshop is a casebound book in which all of the papers are translated in both English and Russian. A preliminary softbound version was produced that contains only the English translation.

UNCLASSIFIED

SECURITY CLASSIFICATION OF THIS PAGE (When Data Entered)



SECTION 11

TYPE ☒ NAME SECTION  
YES ☒ Bull Section  
UNANNOUNCED ☒  
JUSTIFICATION ☒

BY ☒  
DISTRIBUTION ☒ AVAILABILITY CODES

FILE ☒ AMPL ☒ AND/OR SPECIAL

|                                     |                          |                          |
|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|
| <input checked="" type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> |
|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|

Part I

# Ecology of Fouling Communities

## U.S.—U.S.S.R. Cooperative Program

Beaufort, North Carolina.  
U.S.A. 1975

|                                 |                                     |
|---------------------------------|-------------------------------------|
| SESSION for                     |                                     |
| NTIS                            | White Section                       |
| DOB                             | Dark Section                        |
| UNANNOUNCED                     | <input checked="" type="checkbox"/> |
| JUSTIFICATION                   |                                     |
| BY                              |                                     |
| DISTRIBUTION/AVAILABILITY CODES |                                     |
| ONE                             | ATLANTIC AND/OR SPECIAL             |
| A                               |                                     |

## FOREWORD

In June of 1973, the United States and the Soviet Union signed a formal agreement for cooperation in oceanographic research. This accord, entitled "Agreement between the Government of the United States of America and the Government of the Union of Soviet Socialist Republics on Cooperation in Studies of the World Ocean" includes working groups on air/sea interaction; ocean dynamics; geology, geophysics, and geochemistry; instrumentation; and biological productivity. The following document on the "Ecology of Marine Fouling Communities" was prepared by the US/USSR Joint Working Group on Biological Productivity and Biochemistry of the World Ocean.

The aim of the Agreement is to encourage cooperative research and an exchange of information between marine scientists of the two countries, not to the exclusion of other nations, but for the betterment of mankind in general. The cooperative program which has resulted in this first volume, is developing in the true spirit of the original agreement: a free exchange of information by marine scientists of the two countries, in this case through a workshop held in the US to be followed by a workshop next year in the USSR, leading eventually to the direct exchange of scientists for joint research projects.

It is hoped that this volume will be but the first of many, representing joint and cooperative efforts by marine life scientists of our two countries. Cooperation in such areas of mutual interest can only serve to enhance our knowledge of the oceans and its numerous living communities to the benefit of all mankind.

|                                 |   |
|---------------------------------|---|
| ADDRESS FOR                     |   |
| NTIS                            | White Section <input checked="" type="checkbox"/> |
| GDS                             | Buff Section <input type="checkbox"/>             |
| UNANNOUNCED                     | <input type="checkbox"/>                          |
| JUSTIFICATION                   |   |
| BY                              |   |
| DISTRIBUTION/AVAILABILITY CODES |   |
| Dist.                           | AVAIL. and/or SPECIAL                             |
| A                               |   |

  
 Robert M. White, Chairman  
 U. S. Side US/USSR Joint Committee on  
 Cooperation in Studies of the World Ocean



# THE ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES



Proceedings of the U.S. - U.S.S.R. Workshop  
within the Program "Biological Productivity and  
Biochemistry of the World's Oceans"

*John D. Costlow, Editor*

Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina USA

November 16 - 23, 1975

Sponsored by U.S. Office of Naval Research

## Part I

### TABLE OF CONTENTS\*

|  |      |
|--|------|
| <i>Introduction.</i> John D. Costlow . . . . .               | vii  |
| <i>Summary and Recommendations.</i> John D. Costlow. . . . . | ix   |
| <i>List of Workshop Participants.</i> . . . . .              | xiii |
| <i>Acknowledgments.</i> . . . . .                            | xvii |

### PAPERS

|   |    |
|---|----|
| <i>Toward Understanding Complex Life Cycles of Benthic Invertebrates.</i> Richard R. Strathmann. . . . .  | 1  |
| <i>Studies on the Behavior and Physiology of Responses to Light and Gravity by Larval Crustaceans.</i><br>Richard B. Forward . . . . .  | 21 |
| <i>Bivalve Larvae, Their Behavior, Dispersal and Identification.</i> R. D. Turner. . . . .  | 23 |
| <i>The Significance of Pelagic Larval Development to Marine Fouling Organisms.</i> Rudolf S. Scheltema . . . .  | 27 |
| <i>The Origin and Distribution of Epibioses in the Upper Regions of the Shelf of the Northwestern Part of the Pacific and the Polar Basin.</i> A. N. Golikov and O. A. Scarlato . . . . . | 49 |
| <i>Seasonal Variation of Crab Larvae Along the Oregon Coast.</i> R. Gregory Lough . . . . .   | 65 |
| <i>Experiments on the Dynamics of Deep Ocean Ecosystems: Energy Flow and Mass Flux.</i> Gilbert T. Rowe. . . . .  | 67 |

---

\*For Russian translations, see Table of Contents Part II.

|  |     |
|--|-----|
| <i>Fouling Communities and Genetic Diversification in the Marine Environment.</i> Bruno Battaglia . . . . .  | 69  |
| <i>Some Current Problems in Marine Genetics.</i> James L. Gooch. . . . .   | 85  |
| <i>Migration, Selection and Genetic Differentiation in Mussels.</i> J. S. Levinton . . . . .   | 109 |
| <i>Reproduction of Marine Bivalve Molluscs: A Review of Soviet Works.</i> V. L. Kasyanov and V. A. Kulikova. . . . .   | 111 |
| <i>Reproductive Cycles of Styela Plicata.</i> Thomas R. Fisher . . . . .   | 131 |
| <i>Heavy Metal Effects on Reproductive Success in Marine Bivalves.</i> Anthony Calabrese and Arlene Crosby Longwell. . . . .                                 | 133 |
| <i>Reproduction and Dispersal in Marine Benthic Invertebrates.</i> Richard R. Vance. . . . .   | 135 |
| <i>Life Histories and the Dynamics of Fouling Communities.</i> John P. Sutherland. . . . .   | 137 |
| <i>Ecological Implications of Patterns of Rocky Intertidal Community Structure and Behavior Along an Environmental Gradient.</i> Bruce A. Menge. . . . .     | 155 |
| <i>Fouling on Artificial Substrates as a Means of Increasing the Productivity of Natural Marine Ecosystems.</i> A. N. Golikov and O. A. Scarlato. . . . .    | 181 |
| <i>Relationship Between Local Species Diversity and Abundance of Herbivores in the New England Rocky Intertidal Community.</i> Jane Lubchenco Menge. . . . . | 197 |
| <i>Habitat Structure, Abundance and Interactions of Predatory Coral Reef Gastropods.</i> Alan J. Kohn . . . . .  | 199 |
| <i>Morphometric and Ecological Differences Between Geographically Separated Populations of the Gastropod Conus miliaris.</i> Alan J. Kohn . . . . .          | 201 |
| <i>The Application of an Epibenthic Community Model.</i> Ronald H. Karlson. . . . .  | 203 |
| <i>Maintenance of Diversity in Cryptic Coral Reef Communities.</i> J. B. C. Jackson . . . . .  | 205 |

|  |     |
|--|-----|
| <i>The Importance of Structural Heterogeneity in a Marine Infaunal System.</i> Sarah Ann Woodin. . . . .   | 207 |
| <i>Structure of Two Soft-Bottom, Ultra-Abyssal Communities.</i> Robert R. Hessler. . . . .   | 209 |
| <i>A Comparison of East and West Coast Populations of a Nudibranch-anemone Association with Emphasis on Foraging Strategies and the Influence of Environmental Stability.</i> Larry G. Harris. . . . . | 211 |
| <i>Ecological Implications of Patterns of Rocky Intertidal Community Structure and Behavior Along an Environmental Gradient.</i> Bruce A. Menge. . . . .   | 213 |



## WORKSHOP ON ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES

### Introduction

Within the framework of the cooperative U.S.-Soviet program, "Biological Productivity and Biochemistry of the World's Oceans," provision has been made for a sub-program to consider the ecology of fouling and boring communities. Within this sub-program we have developed several workshops on fouling communities, with a special interest in their origin and stability, their physiological ecology, and their use as an experimental model in lieu of less accessible benthic communities. The basic objectives of the first workshop at Beaufort, North Carolina, November 16-22, 1975, were to review current research in both the United States and the Soviet Union, consider which aspects of the research might warrant further expansion and elaboration, and to plan which phases of the research might be developed into a cooperative program involving Soviet and U.S. scientists.

The community of organisms commonly associated with the "fouling" of man-made structures has been demonstrated to be an excellent system for basic ecological studies, including manipulations and quantitative analysis of the effects of a variety of parameters on community composition and stability. Fouling communities have historically been the focus of a considerable amount of attention with the result that many of the species within this community are well known biologically. Natural communities can be developed on plates which are easily examined and many of the dominant organisms are sessile so that communities can be developed and experiments can be conducted under natural conditions to examine various aspects of community function.

Heretofore, considerations of fouling communities, or for that matter consideration of marine benthic communities in general, have all too frequently restricted themselves to those aspects which involve only the adult populations. The larval phases, as well as the interrelationships between the larvae and adults, have not normally been considered.

The purpose of the first workshop was to consider how

larval development, larval dispersal, and physiological and behavioral aspects of the adult populations can affect the structure and species composition of the community through the control of fluctuations in the population and by the determination of the geographic range and genetic diversity of individual species. To accomplish this it was felt that we should consider a number of dependent aspects: First, how morphological and physiological characteristics of the larvae are related to reproductive success of populations and how the larval characteristics and behavior are modified by the marine environment; Second, how the direction and velocity of ocean currents, together with the behavior of the larvae, affect larval dispersal between geographically separated populations; Third, the taxonomic differences between geographically separated populations of adults (i.e., differences in morphological, physiological, biochemical, and immunological characteristics); Fourth, the genetic basis for differences between and within geographically separated populations of single species through laboratory experimentation; Fifth, the role of larval dispersal in determining the genetic characteristics of populations; and finally, an analysis of niche structure, diversity, and species packing of relevant communities.

It would be hoped that through the review papers, the individual research reports, and the many discussions which occurred during the week of the symposium, some of the interrelationships which exist between the planktonic larvae and the benthic adult communities were examined and further, that some specific thoughts on areas which should be given greater attention have been outlined. Areas where cooperative research would be feasible have also been considered, ideally those areas which would involve U.S. scientists, Soviet scientists, and interested specialists from a number of other countries.

I am hopeful that in the months to come some number of the participants at the first workshop will communicate with each other, outlining in greater detail just how such cooperative programs might be developed. We would then hope to meet again in the Soviet Union, perhaps in the fall or early winter of 1976, to permit those individuals who have developed specific ideas to discuss further the details of cooperative research programs and begin to make definite plans for the exchange of scientists between laboratories in order to implement the projected cooperative programs.



## SUMMARY AND RECOMMENDATIONS

Through review papers, abstracts describing specific results of individual research projects, and discussions between twenty five scientists from institutions within the United States and five scientists from institutions within the Soviet Union, current research involving the adult and larval ecology of those species comprising the fouling communities of the world's oceans were considered. Special emphasis was placed on the interrelationships between the adult and larval stages and how fouling communities are maintained, including the following subtopics: How morphological and physiological characteristics relate to reproductive success of populations and how larval characteristics and behavior may be modified by the environment; How the direction and velocity of currents, coupled with behavior of the larvae, may affect dispersal between geographically separated populations; Taxonomic differences between geographically separated populations of adults; How the genetic basis for differences between and within geographically separated populations may be determined through laboratory experimentation; The role of larval dispersal in determining the genetic characteristics of populations; and An analysis of niche structure, diversity, and species packing of relevant communities.

From discussions within individual groups and a final discussion to consider the recommendations of the subgroups, a number of specific areas of research were emphasized with additional recommendations on ways through which coordinated and cooperative research might be initiated and implemented.

A more complete understanding of larval biology was considered essential for an understanding of fouling communities. Emphasis should be placed on studies directed toward an appreciation of the relationship between larval stages and the estuarine and marine environments, including the tolerances and behavior of larvae under laboratory conditions as well as within the natural environment, comparing where possible larvae from populations representing different geographical areas. The basic problems of mechanisms of dispersal, the adaptive role and consequences of widespread dispersal in time and space, and the behavioral adaptations which have been developed by larvae relative to their

planktonic existence should be considered. The mechanisms of larval settlement, including behavior, sensory perception and settlement responses, should receive further consideration and studies on the effects of intraspecific and interspecific interactions at the time of larval settling should be considered as they apply to the effective densities and functional type of adults. Efforts should be made to plan research which concentrates on genetic differentiation of cosmopolitan fouling organisms, with the genera *Mytilus* and *Teredo* serving as examples, and consideration should be given to whether geographical differentiation and magnitude of genetic polymorphism are the same in world wide species as in those species which demonstrate a more restricted distribution. Such studies would contribute a unique series of data on the genetic composition of world wide species and genera, relating directly to the fundamental questions of gene flow, natural selection, migration, and speciation. Within this same general area, studies should be developed which contribute to microgeographic variation (tidal zones, estuaries, etc.) and the relationship of physiology to genetic variability. Life histories and development of deep sea fouling and benthic organisms were also considered to be of extreme importance. The fundamental understanding of larval taxonomy, physiology and endocrinology, were considered as essential to many of the more specialized studies.

It was also felt that further consideration should be given to the structure of fouling communities, both in time and space, including their species composition and biomass. The way in which communities develop in different geographical areas and the types of substratum which they occupy were also considered of importance with further studies to determine the patterns of stability in the different communities and how energy flow and productivity may vary.

Three general phases were considered in the development of collaborative and cooperative research programs. Phase I, which is currently underway, would concentrate on the exchange and further communication of existing information relative to previous and current research on fouling communities. This would include familiarizing participating scientists with existing literature, preparation of review articles with cross publication between the two countries, the planning of workshops and conferences on larval ecology as it relates to the major areas of concern, the exchange of lists of experts indicating areas of interest and species with which they work, and the preparation and dissemination of descriptive and illustrative material on species of mutual interest.

Phase II is viewed as one of exchange of collected material with emphasis on the identification of larvae from both the plankton and from culture in the laboratory plus

the exchange of scientists for relatively short periods of time to permit familiarization with on-going programs, fauna within different areas of the U.S. and the U.S.S.R., and planning for short-term collaborative research projects. Phase II was further viewed as an opportunity for developing cooperative research through the use of on-going research programs of mutual interest to scientists from both countries.

Phase III, developing largely from the short-term laborative efforts described in Phase II, would lead to planning for specific areas of cooperative research in those areas which have been previously described and where the magnitude of the effort would warrant a carefully organized team research involving scientists from both the U.S. and the U.S.S.R. For example, studies of life histories and development of deep sea fouling and benthic organisms could well require facilities and logistical support which would be best arranged through a joint effort involving scientists from both countries.

It was also felt desirable to develop the long-term program of sampling of fouling communities, utilizing available techniques with the establishment of permanent substrates or quadrants which may be sampled non-destructively, and design experiments to analyze experimentally the species interactions of these fouling communities. Included in this particular portion of the recommended research would be studies on the growth, reproduction, longevity, recruitment, energetics, and genetic variation within the species which form the various communities.



#### WORKSHOP PARTICIPANTS

Dr. Bruno Battaglia  
Universita Degli Studi di Padova  
Istituto di Biologia Animale  
Via Loredan 10  
35100 Padova, Italy

Dr. John Bultman  
Naval Research Laboratory  
Code 8351  
Washington, D.C. 20390

Dr. Anthony Calabrese  
National Marine Fisheries Service  
Biological Laboratory  
Milford, Connecticut 06460

Dr. John D. Costlow, Director  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. John DePalma  
Code 3412  
U.S. Naval Oceanographic Office  
Washington, D.C. 20373

Dr. Thomas Fisher  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. Richard B. Forward  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. Alexandre N. Golikov  
Zoological Institute  
Academy of Sciences of U.S.S.R.  
Leningrad, U.S.S.R.

Dr. James L. Gooch  
Department of Biology  
Juniata College  
Huntingdon, Pennsylvania 16652

Dr. Larry Harris  
Department of Zoology  
University of New Hampshire  
Durham, New Hampshire 02824

Dr. Robert R. Hessler  
Scripps Institution of Oceanography  
P.O. Box 1529  
La Jolla, California 92037

Dr. J.B.C. Jackson  
Department of Earth and Planetary Sciences  
The Johns Hopkins University  
Baltimore, Maryland 21218

Dr. Ronald Karlson  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. Vladimir L. Kasyanov  
Institute of Marine Biology  
Far East Science Center  
Academy of Sciences of U.S.S.R.  
Leningrad, U.S.S.R.

Dr. Alan J. Kohn  
Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98105

Dr. Jeffrey Levinton  
Department of Earth and Space Sciences  
State University of New York  
Stonybrook, N.Y. 11790

Dr. R. Gregory Lough  
Northeast Fisheries Center  
NOAA  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Dr. Bruce A. Menge  
Department of Biology  
100 Arlington St.  
Boston, Massachusetts 02116

Dr. Jane Menge  
Biological Laboratories  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

Dr. Gilbert T. Rowe  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Dr. Orest A. Scarlato  
Zoological Institute  
Academy of Sciences of U.S.S.R.  
Leningrad, U.S.S.R.

Dr. Rudolf S. Scheltema  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Dr. Richard Strathmann  
Friday Harbor Laboratory  
Friday Harbor, Washington 98250

Dr. John Sutherland  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. Ronald C. Tipper  
Oceanic Biology Program  
Office of Naval Research  
Arlington, Virginia 22217

Dr. Ruth Turner  
Museum of Comparative Zoology  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

Dr. Richard R. Vance  
Department of Biology  
University of California  
Los Angeles, California 90024

Mr. Yurii Vyalov  
Director, Atlantniro Laboratory  
Kaliningrad



Dr. Sarah A. Woodin  
Department of Zoology  
University of Maryland  
College Park, Maryland 20742

Dr. Aleksei Zhirmunsky, Director  
Institute of Marine Biology of the Far East  
Vladivostok 690022, U.S.S.R.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The financial support for the workshop and U.S. participants was obtained through the U.S. Office of Naval Research, Contract No. N00014-75-C-1081. Participation by Soviet scientists was made possible through the Soviet Academy of Sciences and the All Soviet Institute of Marine Fisheries. Facilities for the workshop were provided by the Duke University Marine Laboratory, Beaufort, North Carolina. Interpreters and translators were obtained through the Duke Translation Service, Duke University, Durham, North Carolina and thanks are due to the staff of the Institute of Zoology, Leningrad, U.S.S.R. for their final editorial review of the Russian translations of the text.

## TOWARD UNDERSTANDING COMPLEX LIFE CYCLES OF BENTHIC INVERTEBRATES

Richard R. Strathmann  
Friday Harbor Laboratories  
Friday Harbor, Washington 98250

and

Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98195

### INTRODUCTION

Benthic invertebrates exhibit varied patterns of larval development which can include benthic or pelagic larval development and feeding or non-feeding larvae. Energetic efficiency in reproduction, dispersal, and age structure of benthic populations is affected by these complex life cycles; therefore, a theory of structure of fouling communities will not be complete until there is an adequate understanding of the adaptive causes and consequences of these complex life cycles. This review describes some recent work on two aspects of the larval phase which can be expressed as two questions. First, how are costs and advantages of different types of larval development related to the environment or to characteristics of the adults? Second, how is substratum selection related to subsequent survival and reproduction?

### COSTS AND ADVANTAGES OF PELAGIC LARVAE

The mortality rates and dispersal associated with pelagic development are different from those with benthic development. The costs of dispersal by means of a pelagic larval stage are transport into areas without suitable habitat for the adults and perhaps also a higher mortality from predation during the pelagic period. It is usually assumed that embryos or larvae which are brooded or sequestered in egg capsules on the bottom do not suffer as



great a mortality as embryos or larvae in the plankton. There are many possible advantages of some means of dispersal in the life of an otherwise sessile or sedentary organism. Offspring which travel some distance from their parents may avoid crowding or concentrations of predators or parasites which occur after a population has been increasing for a period in one area. Local disturbances or other environmental changes may create favorable new areas at some distance from the parental population which can be quickly colonized by dispersing larvae. Spread of offspring relative to each other also occurs during a pelagic phase and can serve to spread the risks encountered during the benthic phase of life.

Pelagic larvae can either feed or rely entirely on reserves provided by the parent. Larval feeding permits growth between liberation from the parent (or egg capsule) and settling. This advantage is usually manifested in the production of smaller and, therefore, more numerous eggs, but sometimes results in larger size at settling. Larval feeding is usually also associated with longer periods of larval development due to limited food supplies, the development of more elaborate larval structures, or both. It is usually assumed that a longer pelagic period results in higher mortality from predation or from transport away from favorable areas. The longer period of larval development also permits greater dispersal, and this is often regarded as a primary advantage of planktotrophic development. In this view, the smaller more numerous eggs and feeding larvae permit greater dispersal at less cost. Currents and eddies in the sea permit dispersal on a rather large scale in a few days (Okubo, 1971), and pelagic periods of this duration are readily attained with non-feeding larvae. There are possible advantages to the added dispersal permitted by larval feeding, but it is not yet clear whether these advantages are commonly realized in nature.

This summary differs only slightly from the views expressed by Thorson (1950) or Mileikovsky (1971). Studies related to the costs and advantages of feeding or non-feeding larvae and benthic or pelagic development are discussed in the following sections.

#### THE PELAGIC ENVIRONMENT AND LARVAL DEVELOPMENT

An indirect approach to discovering costs and advantages of different modes of development is to examine correlations between type of larval development (benthic, pelagic; feeding, non-feeding) and environmental conditions (latitude, depth, temperature, seasonal food supply, offshore currents, estuarine conditions, etc.). Mileikovsky

(1971) has reviewed work on these trends. The explanations for some trends seem straightforward. The trend toward non-feeding larvae at great depths is probably related to low concentrations of food for larvae. Other trends are less easily explained, such as the trend toward brooded and non-feeding larvae at very high latitudes. Thorson (1946) suggested that the combination of low temperatures and short season of abundant phytoplankton made it difficult to complete larval development while food was abundant. Low food supply results in prolonged development in feeding larvae and, thus, increased risks of mortality from predation or loss from favorable areas. Difficulties of this explanation have been discussed by several authors. Thorson himself pointed out that some widespread and abundant species at high latitudes have feeding pelagic larvae. Pearse (1965, 1969) argues that some of these feeding larvae may be demersal and require periods on the order of one year to complete larval development. Underwood (1974) argues that development rates are adapted to environmental temperatures and that rate of development of feeding larvae is limited more by food supply than temperature. This argument is only partly correct, and because it concerns costs of a pelagic feeding larval stage under less extreme conditions, it is worth noting studies concerning rates of development and temperature.

Partial temperature compensation in rates of development is described for times between cleavages in summer and winter eggs of *Paracentrotus lividus* (Horstadius, 1975), for time to hatching in several species of copepods (McLaren, et al., 1969), and for other organisms, but development is still slower for the animals living at lower temperatures. Slower development at lower but normal environmental temperatures has been found in other inter- and intraspecific comparisons of embryos. (See Patel and Crisp, 1960, on barnacles; Pearse, 1969, on asteroids; and Wear, 1974, on a decapod crustacean.)

The studies cited above concern non-feeding stages. In culture, feeding larval stages from colder waters also tend to develop more slowly at or near their normal environmental temperatures. The counterexample frequently cited is Thorson's (1946) comparison of pelagic larval periods in echinoderms from tropical and temperate waters. Thorson noted that many of the larval periods with feeding larvae were similar, but these estimates were from cultures in which temperature and food varied greatly. If the minimum pelagic periods listed by Thorson are compared, the echinoderms from warmer waters clearly developed faster. The same result is obtained when other studies of echinoderms with feeding larvae are compared (Caldwell, personal communication; Greer, 1962; Johnson and Johnson, 1950; Turner, 1965; Yamaguchi, 1973). Most results from the laboratory

have limited relevance to the problem, however, because the nature and concentration of food are unlike natural conditions. It is curious that there have been few attempts at coastal laboratories to estimate the degree to which naturally occurring food limits rate of development of planktotrophic larvae. Vance (unpublished) used unfiltered sea water changed daily to rear echinoplutei and compared rates of development in these cultures to rates in similar cultures in which phytoplankton concentrations were reduced by addition of filtered sea water. He found that a decrease in phytoplankton concentration prolonged development. If development rates were increased by addition of cultured phytoplankton or concentrated phytoplankton, then food limitation under natural conditions would be clearly demonstrated. Such experiments could be carried out for many types of larvae in many waters without great difficulty.

If rates of development and mortality could be readily determined from plankton samples, the results would be far more relevant to determining the costs and advantages of different types of larval development. Such estimates are possible when all stages considered can be caught with equal efficiency and when larvae are produced synchronously in discrete pulses. When larvae are produced continuously at a constant rate, the mortality between stages can be estimated but not rate of growth. Mileikovsky (1971) discusses several studies in which mortality was estimated from plankton samples, but there is not sufficient data for comparisons among larval types or among locations. Comparative data obtained in this manner for different taxa and different waters would be of great interest, but few attempts have been made. Only data from the field can demonstrate effects of larval size or defense mechanisms on mortality rates in natural populations.

The discussion above indicates some difficulties in using observed geographic trends in type of development to determine advantages and costs of different types of larval development. Another source of difficulties in interpreting correlations with environmental gradients is that so many factors vary together. Temperature and concentrations of food often vary simultaneously and comparisons among locations in which these two factors are separated require more advanced planning of sampling and observation than has been possible to date. Different types of larval development can be associated with different sizes at metamorphosis so that a shift to another mode of larval development might be caused by selection for larger size in individuals beginning benthic life. In asteroids with non-feeding larvae (either brooded or pelagic) the juveniles formed at metamorphosis tend to be much larger than the juveniles formed by planktotrophic development (Birkeland, *et al.*, 1971). In



ophiuroids with brooding, the juveniles released from parents tend to be larger than juveniles formed at metamorphosis of either feeding or non-feeding larvae developing independently of the parents (Hendler, 1975). The value of larval dispersal may also vary over environmental gradients because of trends in the dynamics of benthic populations. There is not sufficient information to rule out the possibility that advantages of a dispersal phase, as well as costs of a dispersal phase, may determine observed trends.

Finally, the forms of feeding larvae are conservative, and different larval forms may exhibit different inherent limitations in their feeding mechanisms (Strathmann, 1975). The larvae of reptant decapods prey on animals rather than on phytoplankton and may not experience the same limitations on food supply over the same environmental gradients. This could contribute to the higher incidence of planktotrophy among decapods as compared to taxa with ciliated larval forms, but hypotheses of this sort can be tested only by extensive comparative observations utilizing numerous higher taxa.

#### SIZE OF EGGS IN SPECIES WITH PLANKTOTROPHIC LARVAE

Larval feeding permits small eggs and, therefore, numerous eggs, but the causes of variation in size of eggs among species with planktotrophic larvae has not received much attention. Vance's (1973) model of "strategies" of reproduction with lecithotrophic or planktotrophic larvae emphasized energetic efficiency and the advantages of either extreme planktotrophy with very small eggs or complete lecithotrophy with no feeding, but the cost of reducing egg size when there is planktotrophic development has not been examined adequately for benthic invertebrates. Blaxter and Hempel (1963) found that herring eggs with greater dry weight develop to hatching in the same time but give rise to larvae which are longer and heavier, have a larger yolk sac remaining at hatching, and survive longer while starving. To my knowledge, survival while starving has not been examined in relation to egg size in benthic invertebrates, though information on rate of development and larval size is available. Indirect estimates on volume filtered per milliliter of oxygen consumed for two echinoids with different sized eggs indicate that small eggs need not impose a decreased efficiency of feeding (Strathmann, 1975). Smaller larvae generally are restricted to smaller food and this may be one of the greatest costs of reduced size of eggs. McLaren, *et al.*, (1969) find that larger eggs develop more slowly through hatching in copepods, and Wear (1974) indicates that this may be the case among closely related

decapod crustacea; but egg size does not discernibly influence time to hatching in many invertebrates with feeding larvae. Vance's (1973) model assumes that decreased egg size with planktotrophy necessitates a longer larval life. This might indeed be expected if the size of the juvenile formed at metamorphosis were always the same, but this size can vary greatly. In some taxa smaller eggs produce smaller hatched larvae and smaller larvae at settling (Barnes and Barnes, 1965, on barnacles) and an effect on the length of pelagic life has not been detected. In such cases both larger food available to the larva and larger size at the beginning of benthic life could provide an advantage to animals with larger eggs. In other taxa, stage and size at settling and metamorphosis can vary greatly and may be largely independent of egg size. Larger eggs can be associated with higher latitudes and colder water within a species or a genus with a feeding larval stage (Barnes and Barnes, 1965, on *Balanus balanoides*; Efford, 1969, on *Emerita* spp.; Hagström and Lönning, 1967, on *Strongylocentrotus* spp.). The adaptive significance of these gradients in egg size could involve any of the factors mentioned above.

#### PELAGIC LARVAE AND THE DYNAMICS OF BENTHIC POPULATIONS

The absence, presence, or duration of a pelagic larval phase undoubtedly affects the dynamics of benthic populations, and the dynamics of populations in the benthic phase of life undoubtedly influences the evolution of pelagic larvae; but it is difficult to distinguish causes and effects in these relationships. Thorson (1946) suggested that species with a long pelagic larval phase had more irregular annual recruitment because of varying success in the plankton. Barnes and Powell (1950) suggested that a heavy set of *Balanus balanoides* could result in overcrowding and loss of hummocks, and that a light set could result in firmer attachment and higher survival rates in the benthos. Many other investigators have also interpreted spatial and temporal variation in benthic populations as the result of variations in intensity of set of larvae. Most authors drawing this conclusion, however, were unable to observe mortality of the newly settled juveniles. Connell (1961) followed settling and survival of *B. balanoides* cyprids and concluded that "while the density observed at the end of the settlement season may occasionally be severely limited by the supply of planktonic larvae at Millport it was usually determined by occurrences on the shore, there being a vast oversupply of larvae." Muus (1973) in a study of 11 bivalve species in the Øresund found that "the number of settling bivalve

specimens had very little influence upon the success of the season's spatfall." Sampling and counting settling larvae or newly settled juveniles is tedious, for some species it is impossible, but it is the most reliable means of distinguishing losses in the plankton and losses in the benthos. Investigators who have attempted such sampling have found a great degree of independence between intensity of set and numbers subsequently surviving to reproduce. Though appropriate studies have been few, we can conclude that although set varies enormously, benthic conditions also impose large variations.

The studies mentioned above do not compare animals with feeding and non-feeding larvae or brooded and pelagic development; but if benthic conditions can produce large variations in recruitment, the size and development of juveniles when they begin benthic life or the habitat occupied in the benthic phase may have as great an influence on variation in recruitment as the duration of the pelagic larval stage. Buchanan's (1967) studies on five species of infaunal echinoderms indicated no relationship between the type of larval development and annual variation in the adult population (Strathmann, 1976).

As indicated above, the data from most studies do not separate variations in survival in the plankton, success in settling, and survival in the benthos, yet these distinctions are essential to an understanding of the adaptive significance of larval dispersal. Four other obstacles to such understanding are the difficulty of studying populations over large areas and long periods, the difficulty of determining survival of different genotypes, confusion concerning different sorts of advantages to be gained from dispersal, and the difficulty of determining the actual dispersal of larvae released at various locations. The latter two obstacles are discussed below. A sessile organism obviously requires some means of dispersal at some stage of life. The advantage to be gained from a pelagic period of several weeks, as opposed to several days, is less obvious. Scheltema (1971) has emphasized the distance larvae may travel from their parents and implies that differential extinction of populations or species may favor species with a long pelagic larval phase. Such differential extinction could result from the ability of animals with long-distance larvae to colonize new areas and extend their range or from the long-distance dispersers being "generalists" capable of living in a greater range of habitats and hence able to withstand changing conditions.

A very different sort of advantage from dispersal emphasizes the spread of siblings relative to each other and selection among individuals within a population (Strathmann, 1974). When the favorability of areas varies



independently or inversely so that one year, one place is better and another year, another place is better, then parents spreading their offspring over all such areas gain an advantage over several generations. This advantage arises because averaging variations over space results in a more even success over time. The dispersers can gain a relatively greater multiplication over generations than that obtained by animals with more limited dispersal, even when the dispersers' mean success per generation is less. This hypothesis implies that the advantages of dispersal might be felt over shorter periods. Other factors than longer pelagic period can enhance spread of offspring relative to each other. Variation in length of pelagic life, variation in vertical position, and spread in times of larval release all enhance spread of siblings (Strathmann, 1974) so that interpretations of spawning, development rates, and swimming behavior are somewhat altered under this hypothesis. This hypothesis also implies that altering natural patterns of spatial and temporal variation could change the representation of many species in benthic communities over several generations. It should be noted that these two hypotheses do not exhaust the possible advantages of large scale dispersal and are not mutually exclusive. Testing these hypotheses is difficult but not impossible. Differential extinction of species cannot be observed directly but might someday be inferred from the fossil record. Larvae of bivalves and gastropods can be preserved as fossils, both as part of the shells of well preserved adults (Shuto, 1974) and as larvae before metamorphosis (Jung, 1975; LaBarbera, 1974). In many mollusks, inferences about length of pelagic period can be drawn from the size and form of the larval shells (Ockelman, 1965; Shuto, 1974; Thorson, 1946). The second hypothesis might be tested more directly by monitoring variations in survival and reproduction over large areas for many years in favorable situations with favorable animals. Less direct approaches can strengthen the case for accepting or rejecting these and other hypotheses on the adaptive advantage of dispersal.

In many species the large scale dispersal resulting from a long pelagic period may be of no advantage but rather an accidental result of a pattern of development favored for other reasons. Vance (1973) offers a model of planktotrophy and lecithotrophy in which dispersal is ignored. In this model there are conditions of food supply and mortality rates in the larval phase under which either extreme planktotrophy or extreme lecithotrophy is favored and intermediate "strategies" are at a disadvantage. Though some assumptions of this model are not realistic, its general form and conclusions are of interest. Many holoplanktonic copepods exhibit feeding larval stages similar to those of barnacles,

and it is not necessary to invoke an advantage from dispersal to account for such larval stages in copepods. Some benthic invertebrates with feeding larvae and rather long larval periods have demersal larvae and presumably restricted dispersal. (See Mileikovsky, 1971, for review.)

Larval dispersal is not easily observed. There are observations indicating the distances larvae can move from the parental population, but no one has determined the distance larvae move from their parents or their siblings. All three kinds of dispersal are of interest because each is related to a different set of advantages and costs and different practical consequences. Scheltema (1971) has obtained evidence for the trans-Atlantic transport of larvae of shallow water invertebrates and provided an estimate of the fraction successfully completing the crossing. Scheltema's observations provide a strong contrast to Crisp's (1958) description of the invasion of the British Isles by the barnacle *Elminius modestus*. Crisp found that 30 kilometers of deep water was a moderately effective barrier. Crisp also noted an extension of range of about 20 to 30 km per year in the absence of strong favoring currents. This rate of spread depends on the generation time and frequency of reproduction of the barnacles as well as the dispersal of the larvae, but gives some idea of the rate of spread of an animal's descendants through a population when there is a pelagic stage of several weeks. Most other observations of dispersal are also based on offshore transport of larvae or extension of ranges of adult distribution.

Studies of eddy diffusion indicate expected rates of spread of larvae relative to their siblings, and studies of currents indicate expected transport away from parents, but vertical swimming can make a great difference in dispersal. The importance of vertical position has been particularly emphasized in studies of estuarine invertebrates (Bousfield, 1955; Haskin, 1964; Hughes, 1972; Wood and Hargis, 1971). Both spread of siblings and position of all larvae in the estuary are determined by the movement of larvae into surface outflow, into more saline bottom water, or onto the bottom itself. It should be noted, however, that Banse (1964) found larvae to be bound to water layers in an area of stratified water and suggested that these larvae may have continued life in the water in which they were first released. Variation in swimming within populations has been described by Doyle (1974) and George (1967). George inferred that differences within a brood in the behavior of larvae of a cirratulid polychaete were genetically determined. Doyle was able to employ breeding experiments on *Spirorbis borealis* to demonstrate heritability of differences in larval response to light.

When offspring travel far from their parents they can

be subject to quite different selective pressures from those affecting their parents. This can affect interspecific interactions and, hence, the structure of benthic communities. "Finely tuned" coadaptive mechanisms can arise when members of different species interact over many generations. In some species with a long pelagic larval phase, the offspring settle in communities quite different from the parents'. An extreme example is provided by those invertebrates which settle and survive in waters too cold for their successful reproduction. (See Williamson's, 1967, review of a decapod crustacean in northwest Europe.) These individuals are as good as dead in an evolutionary sense. Members of other species may evolve better means of coping with these animals, but there can be no co-evolution in the non-reproducing populations.

Fecundity and longevity of adults may also be related to the type of development. A mode of larval development which resulted in frequently poor recruitment over large areas would require an adult phase with long life and repeated reproduction. Size of adults may also place constraints on type of larval development. Chia (1970, 1971) maintains that invertebrates with feeding larvae devote more energy to reproduction than invertebrates with lecithotrophic development and that some species can persist only with lecithotrophic development because of limited energy or material which can be devoted to reproduction. Menge (1975) argues that some species are small because they are adapted for coexistence with larger dominant competitors and that small size limits the material which can be devoted to reproduction; these species must increase their efficiency of reproduction by brooding their offspring and forgo larval dispersal. Both authors present supporting data from a limited number of species. There appear to be awkward implications in both these arguments. If brooding or lecithotrophy offers a more reliable and higher return of juveniles, shouldn't all the species in these studies adopt such a mode of reproduction? Menge suggests that pelagic larvae offer a different kind of advantage related to the greater dispersal, but he does not say what kind of advantage or mention the scale of time over which it would be manifested. If the enhanced dispersal offers an advantage over a short period of several years, as could occur with spread of siblings when favorability of habitats varies independently or inversely (Strathmann, 1974), then the advantage is likely to involve survival and reproduction of offspring at least equal to those animals with more limited dispersal. Longer life may be required of such a disperser but not a greater annual reproductive output. We do not see this approximately equal efficiency of return because our studies are limited to a few locations and only a few generations.



If such short term benefits are the principal advantage of larval dispersal, then why cannot the smaller species (or in Chia's argument, the energy limited species) be equally capable of partaking of this advantage, for the recruitment will be as great when a sufficiently large geographic scale or period of time is considered. If the enhanced dispersal offers an advantage only over long periods, as would be the case with differential extinction of populations or species, then species forced into brooding or lecithotrophy are temporarily avoiding an extinction which will occur later unless conditions change. Trends in adult size and brooding would be more satisfactorily explained by demonstrating that brooding becomes more difficult or costly relative to pelagic development with greater adult size. M. Strathmann (personal communication) has suggested that if fecundity is volume dependent and brooding capacity more dependent on area, larger animals can brood a smaller fraction of what they could produce. Both Chia and Menge have presented intriguing data and interpretations, but more extensive observations and discussion of the subject is badly needed.

Another possible influence of benthic conditions on pelagic period and type of development arises from the influence of adult condition on larval viability or rate of development. Bayne (1972), Bayne, *et al.*, (1975), and Helm, *et al.*, (1973) found that nutritive stress in adult bivalves resulted in decreased viability of offspring in the pelagic phase. Bayne, *et al.*, studied *Mytilus edulis*; Helm, *et al.*, *Ostrea edulis*. Helm, *et al.*, found that growth rate in the first 96 hours after liberation of larvae was also affected, with growth rate related to lipid reserves in the larvae. Bayne, *et al.*, did not find a significant relation between growth and lipid reserves in the larvae and did not find such a strong relation between growth rate of feeding larvae and nutritive stress in the adults. It is not yet clear whether effects such as these are important in nature and whether the effects vary with type of larval development. Food supply of adults can vary with crowding or location, and comparative observations of larvae reared from adults from differing locations could clarify this link between conditions in the benthos and success in the plankton.

#### FLEXIBILITY

The occurrence of brooding or pelagic development, feeding or non-feeding larvae in a species may have

important adaptive consequences for all species of benthic invertebrates, but some taxa may possess more flexibility than others in shifting from one pattern of development to another. Hadfield (1972) has noted two instances of flexibility in shifting from a completely non-pelagic to a pelagic larval development, both among gastropods. Gastropods often retain the velum and velar cilia of pelagic larvae even when veliger larvae are retained in egg capsules and may thereby retain greater flexibility in evolving from non-pelagic to pelagic development. Numbers of nurse eggs can vary greatly, and spionid polychaetes and gastropods employing nurse eggs may possess flexibility in the larval phase, shifting to or away from a pelagic development. In contrast, all but a few echinoderms with brooded or non-feeding pelagic larvae have completely lost the structures needed for larval feeding. In this phylum, once a feeding larval stage is lost it is not regained. This inflexibility could lead to relatively maladapted life histories in some taxa (Strathmann, 1975). In searching for patterns of larval adaptation, one should avoid taxa in which such accidents of history and ancestry are likely.

#### CUING, SETTLING, AND BENTHIC SUCCESS

Pelagic larvae of sedentary invertebrates must select the spot in which they take up benthic life. Their subsequent survival and reproductive success depends on their ability to predict the favorability of a spot from the limited cues available to them. Crisp (1974) has recently reviewed the sorts of cues used by larvae. Larvae in all major taxa can delay settling in the absence of a suitable substratum. Many larvae become less specific in their choice of substratum as the period of delay increases. This may represent a balance between the risks of continued pelagic life while awaiting a better spot and the risks associated with less favored substrata (Doyle, 1975).

The adequacy of the cues used by larvae can be examined by following their subsequent survival and reproduction. For example, cyprids of *Balanus balanoides* prefer to settle in pits or cracks (Crisp and Barnes, 1954) and survival is better in such locations than on convex surfaces (Connell, 1961). Stebbing (1972) found that bryozoan and serpulid larvae settle preferentially on the younger parts of *Laminaria* fronds and suggested, first, that since the younger parts last longer, the possible length of life of the animals is increased and, second, that their choice could reduce crowding. These examples indicate an ability to make fine distinctions in detecting cues to favorable substrata.

Lack of specificity in larval settlement can also be adaptive. Hurley (1973) found that larvae of *Balanus pacificus* settle readily on a great variety of substrata, in contrast to the greater specificity found in *Balanus balanoides* by Barnes, Crisp, Knight-Jones and others. Hurley also found that *Balanus pacificus* is an opportunistic species with fast growth and early reproduction and its persistence may depend on its temporary colonizing of new substrata not yet colonized by other animals.

Intraspecific variation in preference for substrata is also being examined and reveals complexity in optimal cuing. Knight-Jones, *et al.*, (1971) found different preferences in larvae from different areas. The larvae of *Spirorbis borealis* settled preferentially on *Fucus vesiculosus* or *Fucus serratus* depending on the favorability and abundance of the algal species in each area. The difference in preference is probably genetic. Doyle (1975) has provided a model in which the advantage of varied substratum preferences depends on the risks of delaying metamorphosis, the probability of encountering and surviving on each type of substratum, and the spatial distribution of mixtures of the types of substrata. His preliminary observations on choice of algal substratum by *Spirorbis borealis* are consistent with his model. *Spirorbis* has a short pelagic period. Local differences in preferences for substrata are less likely when dispersal is greater.

Within a population, some genotypes survive better in one habitat, others in another. If each type settled preferentially in the habitat for which it is best suited, the selective deaths increasing the cost of dispersal would be minimized. This might be accomplished by appropriate linkages of genes, but this has not been demonstrated to occur. Struhsaker (1968) examined a polymorphism in *Littorina picta* in which the frequency of rough-shelled individuals and smooth-shelled individuals varied with the type of shore and wave force. Larval rearing showed that the differences in shell type were inherited. At a given location, very young snails exhibited greater variation in shell type than older snails. It thus appears that larvae of both types settled on both types of shore and selective deaths produced the observed distribution. It is likely that in this population selective deaths impose a higher cost on dispersal because the different morphs do not preferentially settle on the substratum best suited for them.

Poor choices by larvae can be either the result of inability to detect relevant cues or the absence of relevant cues. Hayward and Harvey (1974) note that the bryozoan *Acyonidium* settles preferentially in the grooves on *Fucus serratus*, which appears to be a favorable area, but also settles in necrotic depressions on the flat part of the



blade, which enlarge so that bryozoans settling there are lost. A response that is usually adaptive for the bryozoans is unadaptive in this instance.

*Balanus glandula* may provide an example of difficulties of cuing on a larger geographic scale. Connell (1970) found that *B. glandula* on rocky shores in the San Juan Islands settle in both the upper and middle intertidal, but survive to reproduction only in the upper intertidal. The same is true on rocky shores of the open coast of Washington. The barnacles' difficulty in cuing for the appropriate intertidal range may arise from the different pattern of success on rocks surrounded by sand or mud or rocky shores on protected bays, as in Puget Sound. In these areas many *B. glandula* survive to reproduce in the middle and lower intertidal. Exchange of larvae between these types of areas may prevent the evolution of more precise cuing to the upper zone of exposed rocky shores. Man-made structures have increased the extent of favorable low intertidal habitat and may even have changed the optimum specificity of cuing in this species.

There is little direct evidence that larval preferences for types of substratum result in selection of the more favored substratum when each type covers a large area. Muus's (1973) study of infaunal bivalves comes closest. The water carrying the larvae passed over both areas sampled, but very young juveniles of several species were abundant in only one area or the other, so unless there were extreme differences in early mortality, many of the larvae rejected one area to settle in the next encountered.

#### CONCLUSION

This review has considered the adaptive significance of pelagic larvae in terms of relationships between different parts of complex life cycles and between types of larval development and the pelagic environment. There are clearly many hypotheses for the adaptive significance of these life cycles and a shortage of quantitative comparative studies designed to test these hypotheses. The patterns of larval dispersal and variations in the benthos favoring such dispersal are particularly difficult to observe and present the greatest obstacles to understanding these life cycles.

*Acknowledgments*

The preparation of this review was aided by discussions with investigators at the Friday Harbor Laboratories and by support from N.S.F. Grant DES 74-21498.

## REFERENCES

- Banse, K. 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progress in Oceanography*, 2: 53-125.
- Barnes, H., and Barnes, M. 1965. Egg size, nauplius size, and their variation with local, geographical, and specific factors in some cirripedes. *J. Anim. Ecol.*, 34: 391-402.
- Barnes, H., and Costlow, J. 1961. The larval stages of *Balanus balanus* (L.) DaCosta. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 41: 59-68.
- Barnes, H., and Powell, H. T. 1950. The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *Balanus balanoides*, after a heavy initial settlement. *J. Anim. Ecol.*, 19: 175-179.
- Bayne, B. L. 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *J. Anim. Ecol.*, 33: 513-523.
- Bayne, B. L. 1972. Some effects of stress in the adult on the larval development of *Mytilus edulis*. *Nature*, 237: 459.
- Bayne, B. L., Gabbott, P. A., and Widdows, J. 1975. Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. *J. mar. bio. Ass. U. K.*, 55: 675-689.
- Birkeland, C., Chia, F. S., and Strathmann, R. R. 1971. Substratum selection, delay of metamorphosis and growth in the sea star, *Mediaster aequalis* Stimpson. *Biol. Bull. mar. bio. Lab. Woods Hole*, 141: 99-108.
- Bousfield, E. L. 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Maramichi estuary. *Bull. Nat. Mus. Can.*, 137: 1-69.
- Buchanan, J. B. 1967. Dispersion and demography of some infaunal echinoderm populations. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 20: 1-11.
- Chia, F. S. 1970. Reproduction of arctic marine invertebrates. *Mar. Pollution Bull.*, 1 (5).
- Chia, F. S. 1971. Oviposition, fecundity, and larval development of three Saccoglossan opisthobranchs from the Northumberland coast, England. *Veliger*, 13: 319-325.



- Connell, J. H. 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogs.*, 31: 61-103.
- Crisp, D. J. 1958. The spread of *Elminius modestus* in northwestern Europe. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 37: 483-520.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoreception in Marine Organisms*, pp. 177-265, ed. by P. T. Grant and A. M. Mackie. San Francisco: Academic Press.
- Crisp, D. J., and Barnes, H. 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J. Anim. Ecol.*, 23: 142-162.
- Dehnel, P. A. 1955. Rates of growth of gastropods as a function of latitude. *Physio. Zool.*, 28: 115-144.
- Doyle, R. W. 1974. Choosing between darkness and light: the ecological genetics of photic behaviour in the planktonic larva of *Spirorbis borealis*. *Mar. Biol.*, 25: 311-317.
- Doyle, R. W. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Amer. Nat.*, 100: 113-127.
- Efford, I. A. 1969. Egg size in the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana*, 16: 15-26.
- George, J. D. 1967. Cryptic polymorphism in the cirratulid polychaete, *Cirriformia tentaculata*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 47: 75-79.
- Greer, D. L. 1962. Studies on the embryology of *Pycnopodia helianthoides* (Brandt) Stimpson. *Pac. Sci.* 16: 280-285.
- Hadfield, M. 1972. Flexibility in larval life patterns. *Amer. Zool.*, 12: 721.
- Hägstrom, B. E., and Lönning, S. 1967. Experimental studies of *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*. *Sarsia*, 29: 165-176.
- Haskin, H. H. 1964. The distribution of oyster larvae. *Occas. Publ. Narragansett Marine Lab., Univ. Rhode Island*, 2: 76-80.
- Hayward, P. J., and Harvey, P. H. 1974. The distribution of settled larvae of the bryozoans *Aleyonidium hirsutum* (Fleming) and *Aleyonidium polyomm* (Hassall) on *Fucus serratus* L. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 54:

665-676.

- Helm, M. M., Holland, D. L., and Stephenson, R. R., 1973. The effect of supplementary algal feeding of a hatchery breeding stock of *Ostrea edulis* L. on larval vigour. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 53: 673-684.
- Hendler, G. 1975. Adaptational significance of the patterns of ophiuroid development. *Amer. Zool.*, 15: 691-715.
- Horstadius, S. 1975. A note on the effect of temperature on sea urchin eggs. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 18: 239-242.
- Hughes, D. A. 1972. On the endogenous control of tide-associated displacements of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Biol. Bull.*, 142: 271-280.
- Hurley, A. C. 1973. Larval settling behaviour of the acorn barnacle (*Balanus pacificus* Pilsbry) and its relation to distribution. *J. Anim. Ecol.*, 42: 599-609.
- Hurley, A. C. 1973. Fecundity of the acorn barnacle *Balanus pacificus* Pilsbry: a fugitive species. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 386-393.
- Johnson, M. W., and Johnson, L. T. 1950. Early life history and larval development of some Puget Sound Echinoderms. *Studies Honoring Trevor Kincaid*, pp. 74-84. Seattle: Univ. Washington Press.
- Jung, P. 1975. Quarternary larval gastropods from Leg 15, Site 147, Deep Sea Drilling Project. Preliminary report. *Veliger*, 18: 109-126.
- Knight-Jones, E. W., Bailey, J. H., and Isaac, M. J. 1971. Choice of algae by larvae of *Spirorbis spirorbis*. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 89-104, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- La Barbera, M. 1974. Larval and post-larval development of five species of Miocene bivalves (Mollusca). *J. Paleontol.*, 48: 256-277.
- McLaren, I. A., Corkett, C. J., and Zillioux, E. J. 1969. Temperature adaptations of copepod eggs from the Arctic to the tropics. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 137: 486-493.
- Menge, B. 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, *Leptasterias hexactis*. *Ecology*, 55: 84-93.
- Menge, B. A. 1975. Brood or broadcast? The adaptive

- significance of different reproductive strategies in the two intertidal sea stars *Leptasterias hexactis* and *Pisaster ochraceus*. *Mar. Biol.*, 31: 87-100.
- Mileikovsky, S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10: 193-213.
- Muus, K. 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. *Ophelia*, 12: 79-116.
- Ockelmann, K. W. 1965. Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. *Proc. First Europ. Malac. Congr.*, 1962: 25-35.
- Okubo, A. 1971. Oceanic diffusion diagrams. *Deep-sea Res.*, 18: 789-802.
- Patel, B., and Crisp, D. J., 1960. Rates of development of the embryos of several species of barnacles. *Physiol. Zool.*, 33: 104-119.
- Pearse, J. S. 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common Antarctic asteroid. *Biology of the Antarctic Seas. II. Antart. Res. Ser.*, 5: 39-85.
- Pearse, J. S. 1969. Slow developing demersal embryos and larvae of the Antarctic sea star *Odontaster validus*. *Mar. Biol.*, 3: 110-116.
- Scheltema, R. S. 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of benthic marine gastropods. *Biol. Bull. (Marine Biol. Lab.)*, 140: 284-322.
- Shuto, T. 1974. Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*, 7: 239-256.
- Stebbing, A. R. D. 1972. Preferential settlement of a bryozoan and serpulid larvae on the younger parts of *Laminaria* fronds. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 52: 765-772.
- Strathmann, R. R. 1974. The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates. *Amer. Nat.*, 108: 29-44.
- Strathmann, R. R. 1975. Larval feeding in echinoderms. *Amer. Zool.*, 15: 717-730.
- Strathmann, R. R. 1976. Introduction to function and adaptation in echinoderm larvae. *Thalassia Jugoslavia*,



(in press).

- Struhsaker, J. W. 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variation in *Littorina picta* (Prosobranchia: Mesogastropoda). *Evolution*, 22: 459-480.
- Thorson, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders., Plankton*, 4 (1): 1-523.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev. (Cambridge)*, 25: 1-45.
- Turner, V. G. 1965. Some aspects of development in two echinoids. *Amer. Zool.*, 5: 198.
- Underwood, A. J. 1974. On models for reproductive strategy in marine benthic invertebrates. *Amer. Nat.*, 108: 874-878.
- Vance, R. 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Amer. Nat.*, 107: 339-352.
- Wear, R. G. 1974. Incubation in British decapod crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 54: 745-762.
- Williamson, D. I. 1967. Some recent advances and outstanding problems in the study of larval Crustacea. *Mar. Biol. Ass. India Symp.*, 2: 815-823.
- Wood, L., and Hargis, W. J. 1971. Transport of bivalve larvae in a tidal estuary. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 29-44, ed. by D. J. Crisp. New York: Cambridge University Press.
- Yamaguchi, M. 1973. Early life histories of coral reef asteroids, with special reference to *Acanthaster planci* (L.). *Biol. Geol. Coral Reefs*, 2: 369-387.

STUDIES ON THE BEHAVIOR AND PHYSIOLOGY OF RESPONSES  
TO LIGHT AND GRAVITY BY LARVAL CRUSTACEANS

Richard B. Forward  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Behavioral responses to light and gravity by free-swimming larvae of benthic crustaceans throughout development are currently being investigated. Species which occur throughout the estuaries and coastal areas are studied for comparative purposes, but the primary experimental animal is the crab *Rhithropanopeus harrisi*. Due to their small size and occasional rapid movements, the larvae's behavior is monitored by a microscope-closed circuit television system.

*R. harrisi* zoeae respond to both directional light (phototaxis), and to polarized light (polarotaxis). Like most crustacean larvae found in coastal areas, the primary spectral sensitivity maximum occurs in the green region. The sign of phototaxis at different light intensities is similar at all zoeal stages and for light-adapted larvae phototaxis consists of a positive response to higher intensity which becomes negative at low intensities. The negative response disappears after dark-adaptation. Based upon these phototactic responses, the predicted diurnal vertical migration pattern for such larvae is a rise during the day and a descent at night. Further studies of behavioral responses upon intensity decreases demonstrate that crab zoeae have a predator avoidance shadow reflex which could function in nature to avoid ctenophores. The avoidance pattern, upon an intensity decrease, consists of a positive geotaxis, involving passive sinking.

Temperature and salinity are two environmental factors which influence the vertical distribution of zoeae and thereby, potentially contribute to horizontal movements in water currents at different depths. For *R. harrisi* larvae, sudden exposure to temperature does not alter phototaxis. Nevertheless, high temperatures which usually occur near the surface do induce a positive geotaxis and thereby can be avoided. Similarly, low salinities which usually occur near the surface also would be avoided, since sudden exposure induces positive geotaxis and negative phototaxis. Sudden

exposure to high salinity water causes no change in phototaxis, but induces an ascent due to a pronounced negative geotaxis. These studies serve as a means for determining which behaviors and environmental factors contribute to vertical movement and horizontal transport of crustacean larvae.



## BIVALVE LARVAE, THEIR BEHAVIOR, DISPERSAL AND IDENTIFICATION

R. D. Turner  
Museum of Comparative Zoology  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

The distribution, ecology and population dynamics of a species can be understood fully only when its life history is known, making identification of all stages possible. Different but equally important selective pressures on the larvae, metamorphosing young and adults of benthic marine organisms are reflected in their reproductive success and distribution.

Males of most sessile and infaunal marine invertebrates release sperm into the sea, though a few transfer it directly as in the teredinid genus *Bankia* and the barnacles, *Balanus*. A unique adaptation to insure fertilization is seen in *Psiloteredo megatara*, a species found in floating wood. The male extrudes a large diaphanous sperm sac which is taken in by the female's extended 'searching' incurrent siphon. Protection of the young varies but brooding species are always the smallest in the family.

Much has been written on the types of invertebrate larvae (planktotrophic, lecithotrophic, non-pelagic and demersal), their adaptive value and their importance in genetic exchange and in the dispersal of the species. Among molluscs, gastropod larvae have received particular attention probably because they are relatively easy to identify. Bivalves constitute a major component of the larvae of benthic marine organisms taken in plankton tows but they usually are not identified or at best only to family or genus, mainly because they have few identifying characters. Unlike the larval shells of gastropods, which are often visible at the apex of the young adults, the prodisoconchs of bivalves are soon buried in the umbos of the growing young. Consequently even young spat in museum collections are of little help in identification.

There are two ways of studying and identifying bivalve larvae: (1) collect them from the plankton and rear them individually to an identifiable stage, (2) spawn known

adults and rear larvae in mass cultures to young adults. Either way the various stages should be documented continuously by careful measurements and photographs of both living and preserved larvae. We have used both methods and found that larvae are often more easily identified by their swimming and crawling behavior than by their shells. Observations of the valves using SEM show that closely related species have distinctive sculptural and hinge characters not visible with the light microscope. Larval characters such as the ventral tooth and socket present in the pediveliger stage of *Zirfaea* and *Martesia* may point to unsuspected phylogenetic relationships. Measurements of the valves of 4 large populations of *Martesia striata* larvae from 4 different female parents (all cultures were fertilized by the same male) differed up to 28  $\mu$  in mean shell length and showed that the size of the pediveligers varies considerably. Since size is typically used to distinguish species of bivalve larvae it is important that shell size data be based on multiple rearings from different parents.

Observations of living larvae suggest that (1) planktotrophic larvae living in rich inshore waters have proportionately smaller velar lobes than those adapted for living in plankton poor oceanic waters, (2) larvae of brooders have shorter apical flagella than oviparous species and (3) when bivalve larvae first begin to swim they are temperature sensitive and select their optimum temperature in the water column. This may function to keep them in areas of maximum food and to hold demersal larvae near the bottom.

Larviparous species or those with egg capsule development have a more restricted range than their planktotrophic cousins unless they have other means of dispersal, e.g. floating wood, ships or pumice. Adults of the latter group of species, including many wood boring and fouling organisms, generally have a wide temperature tolerance and the ability to retain larvae until conditions are optimal for survival. The young of these species emerge in the settling stage and can immediately join their parents on or in the same substrate. Conversely larvae of oviparous fouling species spawned in mid-ocean must spend a month or more in the plankton and are lost at sea for want of a substrate at time of settlement.

Most models of reproductive strategy place emphasis on predation of the larvae in the plankton but we find that the greatest mortality often occurs at the time of settlement. For metamorphosing invertebrates this is a period of great anatomical and physiological change. Though the ability to delay metamorphosis, if the proper substrate is not available, is an important factor in the survival of many larvae, the effect of false 'triggers' such as 'gelbstoff' on *Teredo navalis* pediveligers can be

devastating. Once metamorphosis has begun the loss of larval organs and the development of new ones must follow in a precise sequence. Delay, disruption or blocking of any step whether it be physical or chemical results in malformation or death; e.g. the presence of obtusaquinone in rosewood (*Dalbergia*) does not prevent the settlement of teredinid pediveligers but effectively stops further metamorphosis and penetration of the wood by blocking the enzyme phenoloxidase and so the development of the shell.



## THE SIGNIFICANCE OF PELAGIC LARVAL DEVELOPMENT TO MARINE FOULING ORGANISMS

Rudolf S. Scheltema  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

### INTRODUCTION

Almost all marine fouling organisms have some form of free-living larval stage. The length of the pelagic stage differs widely among various invertebrate species from a few hours, as occurs among serpulid worms, to several weeks, characteristic for barnacles, or even six months to a year for some tropical species (Scheltema, 1971b). The principal biological significance of this pelagic larval development to marine fouling organisms can be conveniently summarized in three points. First, planktonic larvae maintain the distribution of a species and also present the constant possibility of enlarging the geographical range when additional habitat becomes available. Second, by their dispersal larvae implement genetic exchange (or so-called gene flow) between populations thereby influencing the amount of genetically determined geographic variation found within species. Third, larvae serve in habitat selection, that is, they determine through the act of settlement the place where the adult sessile forms will become permanently attached; consequently, larvae may influence the intra- and inter-specific associations within fouling communities.

### LARVAL DISPERSAL AND THE GEOGRAPHIC RANGE OF FOULING SPECIES

Compelling evidence that pelagic larvae are a means whereby sedentary invertebrate organisms can be dispersed along coastlines and even across zoogeographic barriers such as ocean basins comes from the knowledge that larval stages occur regularly within all temperate and tropical near-shore waters, over continental shelves, in shallow enclosed seas, and within the major oceanic current systems. Research within the last fifteen years by Mileikovsky (1966),

Robertson (1964), and Scheltema (1964, 1968, 1971a, 1972) has shown that certain teleplanic larvae, that is, "long-distance" larvae from shoal-water sedentary organisms of coastal regions, can be carried over thousands of kilometers in the open sea and, moreover, that species having such widely dispersed larvae are also those with very wide geographical ranges. Examples of teleplanic larvae described in the literature are mostly of species from benthic communities.

There are also, however, larvae of fouling organisms that are extensively dispersed in the open sea, for example, the cyphonautes larvae of encrusting cheilostomous bryozoans can be found throughout the Gulf Stream and Sargasso Sea (Fig. 1). These larvae, although not presently identified, probably belong mostly to *Membranipora tuberculata* Busk, a species habitually found on *Sargassum* weed in the open seas. Other kinds of larvae belonging to fouling organisms and commonly found in the open ocean are the nauplii and cyprids of goose-neck barnacles belonging mostly to the genus *Lepas* and *Choncoderma* (Fig. 2). Adult barnacles of both these genera are also found far out at sea attached to drifting objects. Veliger larvae of the wood-boring Teredinidae or shipworms occur in open waters of the temperate and tropical Atlantic Ocean (Scheltema, 1971c), and representatives of at least two genera can be found.

The dispersal of fouling organisms by means of pelagic larvae may be augmented, or in some instances entirely replaced, by the rafting of adults on floating objects. Indeed, it is only among fouling organisms that rafting is likely to be a significant mode of dispersal. In the three examples of oceanic larval dispersal just given, viz. bryozoa, barnacles, and shipworms, there also exists the capability of long-distance rafting. Certain species of fouling organisms with very short pelagic larval life must surely have attained their wide geographic range solely by this means; the shipworm *Lyrodus pedicellatus*, with a one-day larval stage and a circumtropical distribution, is an example of rafting in wood (Turner, 1966). Coelenterate hydroids with short pelagic stages have nonetheless very wide geographic ranges, evidently the result of long-distance rafting.

Some fouling species may alternately raft as adults and disperse by means of plankton larvae, thereby achieving transport across wide reaches of open sea and across ocean basins. Such a phenomenon may be conceived as "hopping" between "mobile islands". However, drifting objects are relatively scarce at sea and the likelihood that a larva encounters such a "raft" is very small indeed (*vide*, Scheltema, 1971c).

To summarize, the ultimate distance that a species may

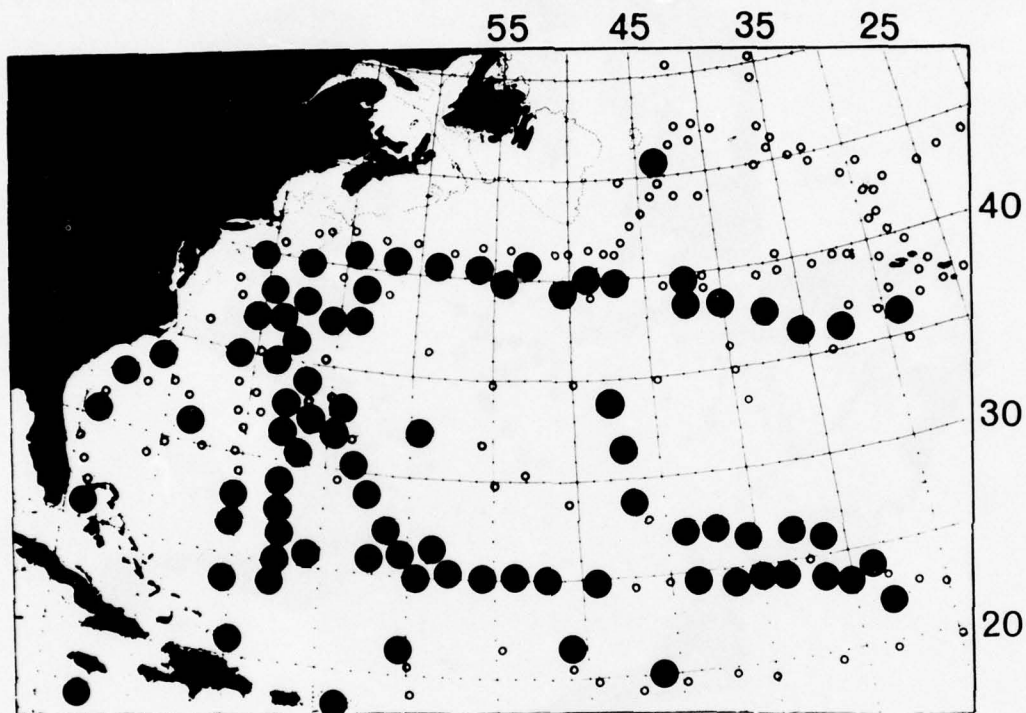


Fig. 1. Occurrence in the Western Atlantic and Sargasso Sea of cyphonautes larvae belonging to encrusting cheilostomous bryozoans. Most of the larvae are probably those of *Membranipora tuberculata* Busk commonly found on *Sargassum* weed. Large filled circles are locations where cyphonautes larvae were found in plankton tows. Small open circles are locations where cyphonautes were absent.



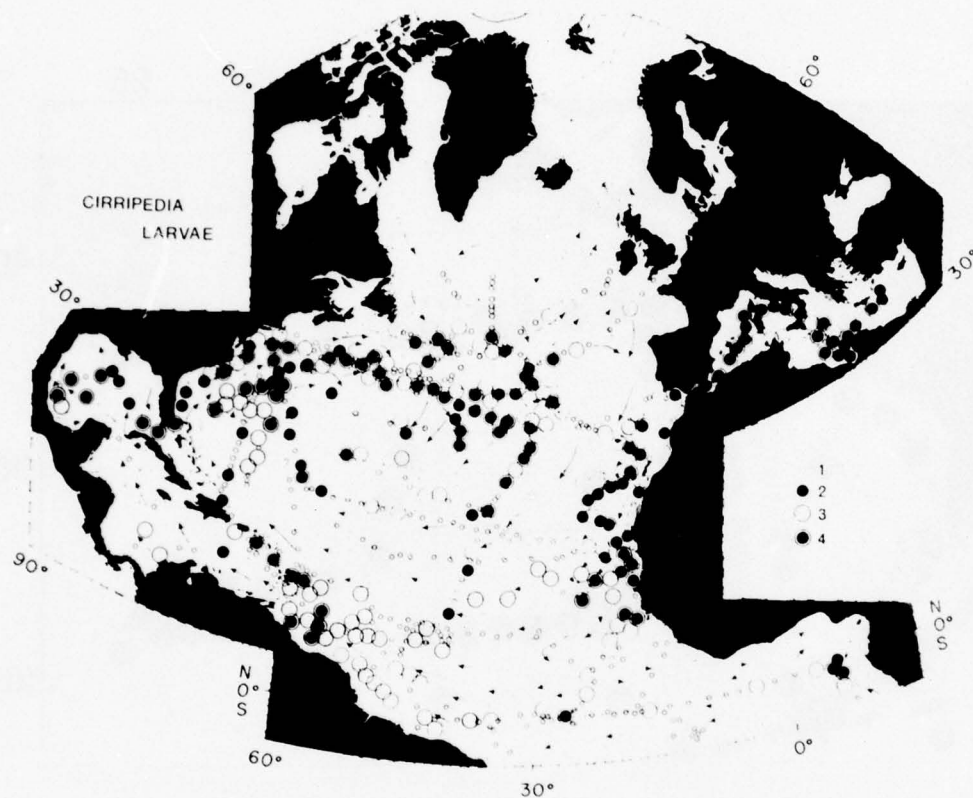


Fig. 2. Distribution of barnacle larvae observed in the North and Equatorial Atlantic Ocean. Larvae cannot be identified to species with certainty but belong mostly to the genus *Lepas* and *Conchoderma*. 1 - Locations where larvae were absent; 2 - locations where nauplius larvae occurred; 3 - locations where cyprid larvae occurred; 4 - locations where both nauplius and cyprid larvae occurred. Arrows indicate surface currents that suggest routes of dispersal. Eastward dispersal along the equator in the Equatorial Undercurrent or Lomonosov Current is not shown. The coastal origin of the cyprid larvae in the mid-Equatorial Atlantic is suggested by the absence of earlier nauplius stage larvae.

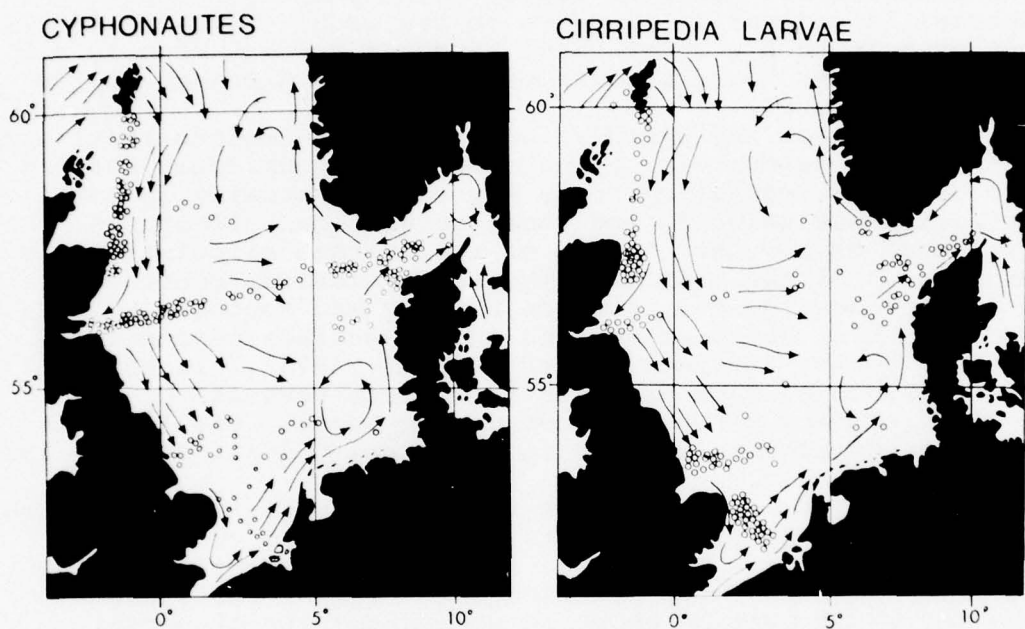


Fig. 3. Distribution of bryozoan and barnacle larvae in the North Sea. Nowhere do depths exceed 200 meters and in the area of the Dogger Bank depth is less than 50 meters. However, a deep trough that exceeds shelf depths of 200 meters extends from within the Baltic along the southern end and western coast of Norway. Each circle indicates the occurrence of larvae. Arrows show possible routes of dispersal by surface currents. (Modified and redrawn from Rees, 1954, p. 63.)

be rafted depends upon the ability of the adult to survive while afloat at sea. On the other hand, the distance that a teleplanic larva may be transported is directly related to the velocity of ocean currents and the ability of the larva to delay settlement. This latter subject, delay of settlement, has been considered elsewhere by Scheltema (1967, pp. 262-263) and by Doyle (1975).

Dispersal of larvae along the continental shelves and in near-shore waters has been observed mostly in temperate and boreal seas. Pelagic larval development of temperate species is ordinarily from two to six weeks (Thorson, 1961), but even in such a short time, a modest current of only 0.5 kilometers per hour can disperse a larva a distance of 150 to 500 kilometers.

Details of the circulation in coastal regions is always complex and seldom will a larva be carried directly between two points. Coastal currents may vary seasonally in both direction and velocity and these changes can affect the dispersal of larvae. Charts of the average circulation for each month of the year over the North American continental shelf between the St. Lawrence Estuary and southern Florida show striking seasonal changes in the surface currents between spring and late summer (Bumpus, 1973). In the region south of Cape Hatteras a complete reversal of the coastal surface circulation occurs in August, resulting in a strong continuous flow south from Cape Cod all the way to southern Florida.

The consequences of this temporal change in circulation is a seasonal difference in the direction and velocity of larval dispersal. Therefore, the time of spawning and the location of a parent population are relevant facts about a species which must be known to understand its dispersal.

Marked differences also exist in the direction and the velocity of currents at the surface and those just off the bottom (Bumpus, 1973). Over the continental shelf along the American seaboard the net flow along the bottom is always toward the shore. Hence the vertical disposition of larvae in this region is important in determining whether they will be transported out to sea or shoreward to the coast. Returns of drift-bottles and bottom-drifters show that the likelihood that a larva is retained in the coastal circulation increases from the edge of the continental-shelf shoreward to the coast and also is higher near the bottom than at the surface. Should the older larvae of species, by virtue of their behavior, tend to descend toward the sea floor, then the net transport of these late stages must be toward the coast. Thorson (1964) has shown through a review of the literature that a large percentage of late stage larvae are negatively phototropic and consequently will indeed be found deep in the vertical water column.



That the hydrographic mechanism described above can really act to retain larvae within the continental shelf region is suggested in a qualitative way by the very common occurrence of invertebrate larvae there (Nichols and Keney, 1963; Scheltema, unpublished data). Studies in other regions of the world show analogous hydrographic mechanisms must retain larvae near other coastlines (Knudsen, 1960; Makarov, 1969; Scheltema, unpublished data). Although the dispersal of larvae from fouling organisms has been little studied they are known to occur commonly in coastal regions.

Rees (1954) has plotted the distribution of bryozoan and barnacle larvae throughout the shallow waters of the North Sea. By superimposing the direction of the surface currents, it is seen that larvae can easily be carried along the entire coastline of this inland sea.

In order to understand the dispersal of pelagic larvae within and between estuaries, three important points need be considered: first, the number of larvae flushed out of the estuary; these larvae, although lost to the parent population, may help to extend the species range or establish gene-flow with neighboring estuaries. Second, the number of larvae retained within the estuary; these larvae upon settlement will help to maintain the endemic population. Third, the number of larvae entering the estuary but originating from some other region outside. These larvae will introduce new genetic variability and maintain genetic continuity with distant populations.

The loss of larvae by mortality and by transport out of an estuary was considered by Ketchum (1954) and Ayers (1956). By combining the equations for flushing of an estuary derived by Ketchum with the usual equation for mortality in populations, Ayers demonstrated that in a vertically homogeneous estuary with a high flushing rate, no possibility exists for endemic larvae to complete development, and all settlement within the estuary must come from immigrant, ready-to-settle larvae carried in with the flooding tide.

The retention of pelagic larvae has been studied in a number of coastal-plain estuaries where there is a net downstream movement of less saline water flowing out along the surface and a nontidal upstream drift of denser, more saline water moving up toward the head of the estuary along the bottom (Pritchard, 1955). Salt balance and volume continuity are maintained by gradual vertical mixing from the bottom to the surface stratum (Pritchard, 1952). The retention of barnacle larvae in a coastal-plain estuary was shown by Bousfield (1955) in the Miramichi in Canada. Plankton tows revealed that each successive nauplius stage lived deeper in the water column than its preceding instar. Consequently, whereas the early nauplii were transported

toward the mouth, the later stages, being below the level of no net motion, were dispersed upstream toward the head of the estuary. By the time that settlement became imminent most of the cyprids had been returned near the point of their parent populations. The retention of oyster larvae in the James River estuary was shown to result from a similar hydrographic mechanism, but complicated, according to Wood and Hargis (1971), by the fact that the veligers came off the bottom only during the flooding tide, thereby increasing the rate of their net upstream dispersal.

Because there is not yet a way to distinguish endemic from immigrant larvae, the introduction of new individuals from foreign origins has not yet been studied. Larvae near the bottom along the continental shelf of the eastern Atlantic seaboard will tend to be swept toward the coast and into the mouths of estuaries. From a knowledge of the abundance of larvae outside an estuary and from sea-bottom drifter data on the direction, rate and probability of shoreward drift, it is possible to approximate roughly the number of pelagic forms that should return shoreward or be entrained into estuaries. But the initial origin of such larvae will be unknown.

In order to understand the dispersal of larvae within an estuary system, the loss, retention, and entrainment of larvae need to be all considered simultaneously. This has not been done in any estuary.

In summary, all evidence indicates that larvae can effectively both maintain and extend species ranges. The importance of the larval dispersal on genetic exchange between populations will briefly be discussed in the following section.

#### THE RELATIONSHIP OF LARVAL DISPERSAL TO GENETICALLY-DETERMINED GEOGRAPHICAL VARIATION IN FOULING ORGANISMS

Until very recently, remarkably little study has been devoted to those factors which contribute to the geographical similarity and differences between marine invertebrate populations. Patterns of geographical variation may be disjunct, that is, with distinct differences between each spatially separated population, or they may be clinal showing gradients of change from one population to the next. Moreover, not all characteristics within a single species need vary geographically in a similar way, for example, certain attributes may show discrete differences between one population and the next, whereas others may be clinal or show no geographic variation at all.

Geographic variations between populations can be of two kinds: first, noninheritable adaptations resulting from

ecophenotypic responses of individuals within each population to the local environments (e.g., morphological adaptations and physiological acclimation, *vide*, Mayr, 1963, p. 140, Table 7-1). Since such variations do not directly affect succeeding generations, they need not be considered here. Second, genetically determined adaptations which are inherited from one generation to the next, and which according to contemporary theory will reflect (a) differences in the kind and intensity of natural selection that have occurred within each population, and (b) the effect of gene-flow that has taken place between the spatially separated populations. (In small or peripheral populations, genetic differences are said sometimes to result from "genetic drift" or the "founder effect".)

Selection in a stable and homogeneous environment is believed to reduce genetically determined variability, but there are other mechanisms known that tend to counteract this tendency (e.g., pleiotropy, the capacity of a gene to affect several characters at once, and epistasis, the interaction between non-allelic genes). New genetically determined variation in a population can arise from only two different sources. First, it can originate from spontaneous natural gene mutations. Second, and probably more commonly, it may be introduced by gene-flow or the exchange of genetic information between populations by means of pelagic larval dispersal. However, even when gene-flow by means of larvae is readily possible, genetic differences between populations may be nevertheless maintained as the result of local differences in the post-larval genotype favored by selection. There are a number of studies in which natural selection has been demonstrated to operate within a single generation in a remarkable way even though the species have moderately long pelagic developments of several weeks (Struhsaker, 1968; Koehn and Mitton, 1972; Levinton, 1973; Boyer, 1974). These studies (predominantly using electrophoretic techniques) suggest that natural selection was largely attributable to physical aspects of the environment.

The lack of genetically determined geographic variation is usually believed to indicate an unrestricted gene-flow throughout the species range. The seemingly remarkable similarity in gene-frequency between populations of the gastropod *Nassarius obsoletus* over a large portion of its range that was found by Gooch, *et al.*, (1972) was attributed by them to gene flow as a result of the dispersal of pelagic larvae.

Snyder and Gooch (1973) compared two species of intertidal gastropods (*Nassarius obsoletus* and *Littorina saxatilis*) and concluded that there exists "a strong correlation between population differentiation and dispersal ability". In a study of three species of *Littorina*, Berger



(1973) came essentially to the same conclusion. Populations of *Littorina littorea*, having a pelagic larval development, were genetically quite similar whereas populations of both *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis*, having non-pelagic development, differed markedly from one to the next.

These few examples are intended to show how natural selection and gene-flow by means of larval dispersal are both regarded as important in determining the amount of genetically-determined geographic variation and similarity in marine invertebrate species. The literature on population genetics of marine species has recently been usefully reviewed by Gooch (1975).

Genetically-determined variation has been presently studied in only very few species that can be regarded as fouling organisms (e.g. *Mytilus edulis*: Koehn and Mitton, 1972; Milkman *et al.*, 1972; and Boyer, 1974; the bryozoans *Schizoporella errata* and *Bugula stolonifera*: Gooch and Schopf, 1970). Yet many fouling organisms may be ideal for the study of such geographic variation. Because ecophenotypically determined morphological, physiological and behavioral characteristics may be fixed early during ontogeny, even in the face of environmental change (Kinne, 1962), it is in practice often quite difficult to distinguish between genetically and non-genetically determined variation. Therefore, only through laboratory breeding experiments can environmentally induced and genetically determined variation be unequivocally distinguished. Many fouling organisms are potential subjects for such breeding experiments since (1) they are relatively easy to breed in the laboratory, (2) possess short life cycles, (3) produce numerous offspring, and (4) have wide geographic distribution. The understanding of geographic variation in marine fouling organisms may have important consequences for their control. It cannot be assumed, for example, that a species will respond similarly throughout its geographic range either physiologically or in its settling responses (Knight-Jones, *et al.*, 1971; Doyle, 1975).

#### LARVAL SETTLEMENT AND HABITAT SELECTION IN FOULING ORGANISMS

The ability of a pelagic larva to choose a habitat for attachment is very important to its survival as an adult. Indeed, evidence accumulated during the past 50 years shows that settlement of sedentary species is not usually random but frequently quite selective. Larvae if given a choice often demonstrate a remarkably distinct preference for their site of attachment. (Settlement as used here is an ecological term referring to termination of pelagic larval

existence and assumption of a sessile or attached mode of life.) Both physical and biological attributes of a habitat may affect the settlement response.

Physical characters that affect settling are of two kinds: first, the surface properties of the substratum; and second, vector quantities such as currents, gravity and light.

Properties of submerged surfaces, such as texture, surface angle, and color affect the settlement behavior of barnacle cyprid larvae (Crisp and Barnes, 1954; Barnes, 1956). The calcareous tube worm *Hydroides*, an important fouling organism in warm-temperate and tropical seas, prefers rough surfaces for attachment, whereas the planula larva of the hydrozoan coelenterate *Tubularia larynx* is indifferent to surface texture. Some species, such as the American oyster *Crassostrea virginica*, seem actively to prefer smooth surfaces for settlement. No generality can apparently be made regarding the response of larvae to surface texture and different species appear to respond differently. Surface contour has been demonstrated to be an important factor in settlement of barnacles; cyprid larvae will settle in greatest abundance in the bottom of concavities or pits (Crisp and Barnes, 1954).

An understanding of the settlement responses to physical attributes of the environment can best be understood by observing larval behavior just before and during settlement. Such detailed observations have been made for the common boreal barnacle *Balanus balanoides*, the tube worm *Spirorbis spirorbis*, and the European oyster *Ostrea edulis*. An interpretation of the behavior of larvae should include a knowledge of the sensory receptors involved, but little is yet known about either the details of the morphology or functioning of such structures, although the microscopic anatomy at settlement for the above forms is now known. A thorough study of the sensory receptors of fouling organisms at the time of settlement should be of considerable practical value in devising means to prevent marine fouling.

The effect of water currents on settlement has been studied mostly for barnacle cyprids. The flow-rate at the potential attachment surface and its gradient with distance from such a surface are important to settlement (Crisp, 1974). However, the velocity gradient will also depend on the textural properties of the surface, e.g., roughness and contour. Barnacle cyprids do not attach at a very low velocity gradient; apparently an optimum gradient exists above and below which the likelihood of attachment diminishes. Since post-larvae depend upon currents for food, their orientation to current direction and velocity established at settlement is adaptive for survival.

It is often difficult from field studies alone to distinguish between the effects of light and gravity; for example, it may be impossible to separate negative phototropic responses from positive geotropic reactions or indeed from negative photokinesis and subsequent effects of gravity. The precise behavior of larvae must be known in order to interpret data from the natural environment. On the other hand, light conditions that occur in nature are difficult to simulate in the laboratory because of the refractive properties of the enclosed vessels that must be used. In a general way, however, field experiments suggest that most larvae prefer shaded areas for settlement and that they presumably avoid a direct light source at the time of settlement. The presence of statocysts in some larvae such as bivalves suggests that gravity may be important for the orientation of such species.

The literature on the effect of physical factors that influence settlement of marine larvae is usefully summarized by Crisp (1974); and Thorson (1964) has reviewed light as an ecological factor in the settlement of marine invertebrates.

The biological properties of an environment known to elicit settling responses in larvae of invertebrate fouling organisms may be readily placed into three general categories (Scheltema, in press). These are: (1) responses of a larva to the microflora of a filmed surface; (2) intra-specific or "gregarious" responses - the reaction of a larva to other members of its kind that are already settled; and (3) interspecific responses, the reaction of a larva to other invertebrate species with which it is usually associated as an attached adult.

A primary slime-film of bacteria and closely related microorganisms is formed when glass slides or any other smooth surfaces are immersed in the sea for twenty-four hours. ZoBell and Allen (1935) proposed that this film was a prerequisite for the later settlement of larger fouling organisms. Wood (1950) found the primary film in his experiments was not bacteria but rather "algal spores, diatoms, and amorphous organic material" and concluded that bacteria play only a secondary role in the formation of a primary film. The question arises whether the presence of a film is an obligatory step in ecological succession of an attacked community (as proposed by ZoBell) or whether sedentary organisms could settle directly on newly submerged surfaces. This question was investigated experimentally in the laboratory by Miller, Rapean and Whedon (1948) using the bryozoan *Bugula neritana* and also in field studies of fouling plates by Scheer (1945). The results suggested that although slime films facilitated settlement of bryozoans, it was not a prerequisite.

Subsequently there has been considerable evidence both



from the laboratory and field observations that settlement of a wide variety of fouling organisms is promoted by the presence of slime films (e.g., Cole and Knight-Jones, 1949, *Ostrea edulis*; Knight-Jones, 1951, *Spirorbis borealis*; Wisely, 1958, the bryozoan *Watersipora cucullata*). The specific role of bacteria to settlement has been studied by Müller (1973) for *Hydractinia* in great detail. There remain some species, however, such as the hydroid *Tubularia larynx*, whose larvae are indifferent to the presence of a slime film.

There is evidence that the microfloral composition of the film may bear some relevance to its "attractiveness" for the settlement of fouling organisms. Meadows and Williams (1963) showed that primary films which had different algal components showed different degrees of attractiveness for the polychaete *Spirorbis borealis*.

Evidence for the preference of larvae to settle in close proximity to other already attached members of their own species (i.e., intraspecific or "aggregation" responses) comes largely from the study of oysters and barnacles. The earliest observations appear to be those of Cole and Knight-Jones (1949) who noticed that the total number of oyster larvae settling on surfaces from which newly settled post-larvae were daily removed was one-half to one-third as many as in controls from which post-larvae were not removed. Knight-Jones and Stevenson (1950) subsequently demonstrated that the settlement of the acorn barnacle *Elminius modestus* was much heavier on areas which already bore recently settled barnacles than on similar adjoining areas where barnacles were absent. It was concluded that this difference "was probably largely because of gregariousness". Additional research has now shown that the cyprid larvae of a number of other species (viz., *Balanus balanoides*, *B. crenatus*, *B. amphitrite*, *B. tintinnabulum* and *Chthamalus stellatus*) behave in a similar fashion, and that they tend to settle near populations of their own adults. Knight-Jones was able to show that the gregarious response was highly specific. *Balanus balanoides* cyprid larvae, for example, settled more readily with adults of their own than with those of other species. It appears, at least among some species (e.g., barnacles, serpulids) that if the pelagic life is too prolonged, discrimination of the larvae at settlement is greatly diminished; direct evidence on this point, however, is lacking for most species (Knight-Jones, 1953; Meadows, 1969).

The biological basis of gregarious response was examined in detail by Crisp and Meadows (1962) who treated inert surfaces with aqueous extracts of whole barnacles. Cyprids settled on such treated surfaces as readily as on surfaces bearing adult barnacles, thus simulating the gregarious settling response. The soluble settling factor proved to be non-dialyzable, heat stable in water and resistant to severe

physical and chemical treatments; the threshold of *B. balanoides* cyprids for extracts of their own adults was  $0.08 \times 10^{-2}$  mg protein ml<sup>-1</sup>. Crisp and Meadows concluded that the attractive substance was a water-soluble fraction of arthropod cuticle and that the cyprid responds to a "specific molecular configuration manifested by the protein only when physically bound to a surface" and not by orienting to a chemical gradient. The most recent attempt to define the settling factor of barnacles has been by chemical, chromatographic and electrophoretic separation of partly purified extracts of *Balanus balanoides*. Gabbott and Larman (1971) found two active components, one probably a glycoprotein or mucopolysaccharide-protein complex, the other a protein associated with nucleic acid. Research on gregarious settlement in oysters has yielded results very similar to those obtained with barnacles (Crisp, 1967; Bayne, 1969; Hidu, 1969; Beitch and Hidu, 1971; Keck, *et al.*, 1971).

More complex than intraspecific relationships are the interspecific associations found in fouling communities. That settlement responses might be important in initiating such relationships has had little consideration experimentally until quite recently.

Cole and Knight-Jones (1949) noticed that surfaces that had become heavily fouled with sessile organisms such as filamentous algae, ascidians, patches of bryozoa, calcareous tube-worms, hydroids, and small mussels had greater settlement of oyster larvae upon them (3099) than shells that were cleaned daily of all their fouling (833). The effect of gregarious settlement was avoided in the experiment by daily removing all settled oyster-spat.

Although larvae of oysters are seemingly "attracted" or "induced to settle" by the presence of a pre-existing fouling community, larvae of certain other species apparently can be inhibited. Hence, Goodbody (1961) noted that a mature colony dominated by sponges and sea anemones on a submerged panel inhibited the colonization in adjacent panels of a primary colony.

A few laboratory experiments have demonstrated interspecific settlement responses but most of these have not dealt with common fouling species. Bourdillon (1954) showed that planulae of the anthozoan *Acyonium coralloides* preferred to settle on gorgonian corals and Birkland, Chia and Strathmann (1971) found that brachiolaria larvae of the common seastar *Mediaster aequalis* settled in response to tubes of the polychaete *Phyllochaetopterus*. In a few instances settlement of a predator has been experimentally related to the proximity of its prey. Hence, opisthobranchs often settle in response to the bryozoa on which they feed (Thompson, 1958).

The study of interspecific settlement responses among

fouling organisms has scarcely begun. To what extent the species composition of fouling communities is established by "settlement responses" and, on the other hand, to what extent by interspecific competition after settlement is a question which until now has been largely unanswered.

#### CONCLUSION

Marine fouling studies in the past have been largely empirical dealing principally with the efficacy of particular treatments for its prevention (Woods Hole Oceanographic Institution, 1952). However, adequate solutions to some of the problems of marine fouling require more precise biological information on individual species (e.g., morphology and physiology of sense receptors at the time of attachment; settlement responses and behavior at settlement; and genetically determined geographic variation in growth and settlement preferences). Only with such improved knowledge is it likely that new approaches to the control of marine fouling will present themselves.



# REFERENCES

- Ayers, J. C. 1956. Population dynamics of the marine clam, *Mya arenaria*. *Limnol. Oceanogr.*, 1: 26-34.
- Barnes, H. 1956. Surface roughness and the settlement of *Balanus balanoides* (L). *Arch. Soc. Zool. bot. fenn. Vanamo*, 10: 2.
- Bayne, B. L. 1969. The gregarious behaviour of the larvae of *Ostrea edulis* at settlement. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 19: 327-356.
- Berger, E. M. 1973. Gene-enzyme variation in the sympatric species of *Littorina*. *Biol. Bull.*, 145: 83-90.
- Birkeland, C., Fu-shiang Chia, and Strathmann, R. R. 1971. Development, substratum selection, delay of metamorphosis and growth in the seastar, *Mediaster aequalis* Stimpson. *Biol. Bull.*, 141: 99-108.
- Bourdillon, A. 1954. Mise en evidence d'une substance favourisant la metamorphose des larves d' *Aleyonium corralloides* (Von Koch). *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, 239: 1434-1436.
- Bousfield, E. L. 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi estuary. *Bull. nat. Mus. Canada*, 137: 1-69.
- Boyer, J. F. 1974. Clinal and size dependent variation at the LAP locus of *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 147: 535-549.
- Bumpus, D. 1973. A description of the circulation on the continental shelf of the east coast of the United States. *Progr. Oceanogr.*, 6: 111-157.
- Cole, H. A. and Knight-Jones, E. W. 1949. The setting behavior of larvae of the European oyster *Ostrea edulis* L. and its influence on methods of cultivation and spat collection. *Fishery Invest. Long. Ser.* 11, 17: (3): 39 pp.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoreception in Marine Organisms*, pp. 77-85, ed. by P. T. Grant and A. N. Mackie. Academic Press.
- Crisp, D. J. 1967. Chemical factors inducing settlement in *Crassostrea virginica* Grelin. *J. Anim. Ecol.*, 36: 329-335.
- Crisp, D. J. and Barnes, H. 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular

- reference to surface contour. *J. Anim. Ecol.*, 23: 142-162.
- Crisp, D. J. and Meadows, P. S. 1962. The chemical basis of gregariousness in cirripedes. *Proc. R. Soc. B*, 156: 500-520.
- Doyle, R. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Amer. Nat.*, 109: 113-126.
- Gabbott, P. A. and Larman, V. N. 1971. Electrophoretic examination of partially purified extracts of *Balanus balanoides* containing a settlement inducing factor. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 143-153, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gooch, J. L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. *Marine Ecology - A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Vol. 2(1), pp. 349-409, ed. by O. Kinne. Springer-Verlag.
- Gooch, J. L. and Schopf, T. J. M. 1970. Population genetics of marine species of the phylum Ectoprocta. *Biol. Bull.*, 138: 138-156.
- Gooch, J. L., Smith, B. S., and Knapp, D. 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biol. Bull.*, 142: 36-48.
- Goodbody, J. 1961. Inhibition of the development of a marine sessile community. *Nature*, 190: 282-283.
- Hidu, J. 1969. Gregarious setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Chesapeake Sci.*, 10(2): 85-92.
- Keck, R., Maurer, D., Kauer, J. C., and Sheppard, W. A. 1971. Chemical stimulation affecting larval settlement in the American oyster. *Proc. nat. Shelf. Assoc.*, 1971: 24-28.
- Ketchum, B. H. 1954. Relation between circulation and planktonic populations in estuaries. *Ecology*, 35: 191-200.
- Kinne, O. 1962. Irreversible nongenetic adaptations. *Comp. Biochem. Physiol.*, 5: 265-282.
- Knight-Jones, E. W. 1951. Gregariousness and some other aspects of the setting behaviour of *Spirorbis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 30: 201-222.
- Knight-Jones, E. W. 1953a. Decreased discrimination

- during settling after prolonged planktonic life in larvae of *Spirorbis borealis* (Serpulidae). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 32: 337-345.
- Knight-Jones, E. W., Bailey, J. H. and Isaac, M. J. 1971. Choice of algae by larvae of *Spirorbis*, particularly of *Spirorbis spirorbis*. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 89-104, ed. by D. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- Knight-Jones, E. W. and Stevenson, J. P. 1950. Gregariousness during settlement in the barnacle *Elminius modestus* Darwin. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 29: 281-297.
- Knudsen, J. W. 1960. Reproduction, life history, and larval ecology of the California Xanthidae, the pebble crabs. *Pacific Sci.*, 14: 3-17.
- Koehn, R. K. and Mitton, J. B. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and evolutionary strategy at an enzyme locus. *Amer. Nat.*, 106: 47-56.
- Levinton, J. B. 1973. Genetic variation in a gradient of environmental variability: marine Bivalvia (Mollusca). *Science*, 180: 75-76.
- Makarov, R. R. 1969. Transport and distribution of Decapoda larvae in the plankton of the western Kamchatka Shelf. *Okeanologiya*, IX(2): 306-317. (*Oceanology*, 9(2): 251-261, Scripta Technica.)
- Mayr, E. 1963. [reprinted 1966]. *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Belknap Press, Harvard University Press.
- Meadows, P. S. 1969. Settlement, growth, and competition in sublittoral populations of barnacles. *Hydrobiologia*, 33: 65-92.
- Meadows, P. S. and Williams, G. B. 1963. Settlement of *Spirorbis borealis* larvae on surfaces bearing films of micro-organisms. *Nature*, 198: 610-611.
- Mileikovshy, S. A. 1966. Range of dispersion of the pelagic larvae of benthic invertebrates by currents and the migratory role of this dispersion taking Gastropoda and Lamellibranchia as examples. *Okeanologiya*, 6: 482-492.
- Milkman, R., Zeitler, R. and Boyer, J. F. 1972. Spatial and temporal genetic variation in *Mytilus edulus*: natural selection and larval dispersal. *Biol. Bull.*, 143: 470 only.



- Miller, M. A., Rapean, J. C. and Whedon, W. F. 1948. The role of slime films in the attachment of fouling organisms. *Biol. Bull.*, 94: 143-157.
- Müller, N. 1969. Auslösung der Metamorphose durch Bakterien bei der Larven von *Hydractinia echinata*. *Zool. Jb. Anat.*, 86: 84-95.
- Nichols, P. and Keney, P. M. 1963. Crab larvae (*Callinectes*) in plankton collections from cruises of M/V *Theodore N. Gill* South Atlantic coast of the United States 1953-54. *U.S. fish wildl. Serv. Spec. Sci. Rept. Fisheries* No. 448: 1-14.
- Pritchard, D. W. 1955. Estuarine circulation patterns. *Proc. Amer. Soc. Civil Eng.*, 81: 717-1 to 717-11.
- Rees, C. B. 1954. Continuous plankton records: distribution of lamellibranch larvae in the North Sea: 1950-1951. *Hull Bull. mar. Ecol.*, 4: 21-46.
- Robertson, R. 1964. Dispersal and wastage of larval *Philippia krebssii* (Gastropoda: Architectonicidae) in the North Atlantic. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 116: 1-27.
- Scheer, B. T. 1945. The development of marine fouling communities. *Biol. Bull.*, 89: 103-121.
- Scheltema, R. S. 1964. Origin and dispersal of invertebrate larvae in the North Atlantic. *Amer. Zool.*, 4(3): 299-300 (Abstract).
- Scheltema, R. S. 1966. Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. *Deep-Sea Res.*, 13: 83-95.
- Scheltema, R. S. 1967. The relationship of temperature to the larval development of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda). *Biol. Bull.*, 132: 253-265.
- Scheltema, R. S. 1968. Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoal-water tropical species. *Nature*, 217: 1159-1162.
- Scheltema, R. S. 1971a. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 7-28, ed. D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- Scheltema, R. S. 1971b. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shoal-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284-322.

- Scheltema, R. S. 1971c. Dispersal of phytoplanktotrophic shipworm larvae (Bivalvia: Teredinidae) over long distances by ocean currents. *Mar. Biol.*, 11: 5-11.
- Scheltema, R. S. 1972. Eastward and westward dispersal across the tropical Atlantic Ocean of larvae belonging to the genus *Bursa* (Prosobranchia, Mesogastropoda, Bursidae). *Inter. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 57(6): 863-873.
- Scheltema, R. S. In press. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugoslavica*.
- Snyder, T. P. and Gooch, J. L. 1973. Genetic differentiation in *Littorina saxatilis* (Gastropoda). *Mar. Biol.*, 22: 177-182.
- Struhsaker, J. W. 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variations in *Littorina picta* (Prosobranchia; Mesogastropoda). *Evolution*, 22: 459-480.
- Thompson, T. E. 1958. The natural history, embryology, larval biology and post larval development of *Adalaria proxima* (Alder and Hancock) (Gastropoda Opisthobranchia). *Phil. Trans. R. Soc., B*, 242: 1-58.
- Thorson, G. 1961. Length of pelagic life in marine invertebrates as related to larval transport by ocean currents. *Oceanography*, pp. 455-474, ed. by M. Sears. Pub. 67, American Assoc. Advan. Sci.
- Thorson, G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1: 167-208.
- Turner, R. D. 1966. *A Survey and Illustrated Catalogue of the Teredinidae*. *Mus. Comp. Zool.*, Cambridge: Harvard University Press.
- Veitch, F. P. and Hida, H. 1971. Gregarious setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. 1. Properties of a partially purified setting factor. *Chesapeake Sci.*, 12(3): 173-178.
- Wisely, B. 1958a. The settling and some experimental reactions of a bryozoan larva, *Watersipora cucullata* (Busk). *Aust. J. mar. freshwat. Res.*, 1(3): 362-371.
- Wood, E. J. F. 1950. Investigations on underwater fouling. 1. The role of bacteria in the early stages of fouling. *Aust. J. mar. freshwat. Res.*, 1: 85-91.
- Wood, L. and Hargis, W. J. 1971. Transport of bivalve larvae in a tidal estuary. *Fourth European Marine*

*Biology Symposium*, pp. 29-44, ed. by D. Crisp.  
Cambridge: Cambridge University Press.

Woods Hole Oceanographic Institution. 1952. Marine fouling  
and its prevention. U. S. Naval Inst., Annapolis,  
Maryland.

Zobell, C. E. and Allen, E. C. 1935. The significance of  
marine bacteria in the fouling of submerged surfaces.  
*J. Bact.*, 29(3): 239-251.



THE ORIGIN AND DISTRIBUTION OF EPIBIOSES  
IN THE UPPER REGIONS OF THE SHELF OF THE NORTHWESTERN PART  
OF THE PACIFIC AND THE POLAR BASIN

A. N. Golikov and O. A. Scarlato  
Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR  
Leningrad, USSR

To form a correct conception of the distribution regularities of marine ecosystems and of the quantitative apportionment of the living organic matter within them, one should have at his disposal a clear and dependable theory concerning the origin, formation and development of the corresponding biocenoses. Epibiosis (epifauna + macrophytes) has proven to be the most ancient, stable and productive layer of many biocenoses, determining their outward aspect and considerably influencing the composition and quantitative development of endobiosis (infauna). Epibioses are actually composed by almost all bottom autotrophs and the most ancient representatives phylogenetically of the majority of classes of marine invertebrates (Spongia, the majority of bottom Coelenterata, Bryozoa, Brachyopoda, representatives of plesiomorphous families - Phylodocidae and Aphroditidae of Polychaeta, the majority of the most primitive classes in each line of development of Crustacea, all the representatives of the originally more ancient subclasses of Cyclobranchia and Fissobranchia of Gastropoda, the major part of Tunicata, the relatively most primitive of bony fishes of the families Gonorrhinchiidae and Nothocanthidae).

Epibenthic organisms differ from animals inhabiting algae and the sea grass leaves, by their less developed morphological specialization, as well as from those which bury themselves in the ground. Epibioses, constituting the most ancient parts of ecosystems, are usually characterized by a high species diversity. Thus, in biocenoses of the Possjet Bay (Scarlato, Golikov *et al.*, 1967), the species diversity, measured according to Shannon-Weiner ( $H = -\sum p_i \cdot \ln p_i$ , where  $p_i = N_i/n$ ), is, on the average, 1.2 for the epifauna, 1 for the fauna, and 0.9 for the phytal animals.

The maximum of species diversity in epifauna (1.86) can be observed in the bay at depths ranging from 1 to 5 meters

among rocks and stones. According to their feeding fashion in epibioses, the sestonophages are predominant on hard grounds, while on soft grounds and mixed grounds there are mostly detritophages and necrophages.

The majority of epibiotic representatives have the plankton phase of development in their ontogenesis, which is most typical for epibioses in warm and temperate waters.

The mentioned ontogenetic phase produces a considerable influence upon special distribution and the total number of individuals in specific populations, thus it should be considered an important part of the corresponding ecosystems. Besides, taking into account the biotopic attachment of the ecosystems to space and time factors, they are composed exclusively by sinking larvae and those dwelling in the water layer, which directly dispose above the corresponding epibiosis. A considerable part of the plankton larvae of macrobenthic organisms spreads beyond the ground habitation of the local populations and, as a temporary component, joins the ecosystems composed of other species.

Under favorable conditions, the plankton larvae of bottom organisms are slow in their development and if they have sunk to the bottom they usually finally perish.

A formation of mass populations of young *Mytilus edulis* and *Crassostrea gigas* gives a typical picture of the development and sinking of plankton larvae of bottom organisms under unfavorable conditions, which we have often enough observed within the littoral zone in districts influenced by mobile ice or by a strong and continual water freshening. *Mytilus edulis*, which have sunk to the littoral in summer, experience some growth toward the autumn season and sometimes become the leading forms of the biocenosis.

In winter, however, influenced by mobile ice or by excessively low temperatures at ebb-tide, the populations of *Mytilus*, whose individuals have in general not yet reached maturity, are almost completely destroyed, while the representatives of the genera *Fucus*, *Littorina*, *Balanus* or *Chthamalus* begin to play the leading role in biocenoses.

The same may be observed with *Crassostrea gigas* in the Sea of Japan littoral and in the continually freshening shoal waters. The plankton larvae of these species are reproduced at the expense of sublittoral populations dwelling in favorable conditions.

As is well-known (Thorson, 1936, 1950; Mileikovsky, 1971; and others), many species of epibioses in cold water have a direct development, which is evidence of genotypic adaptation to existence under severe conditions with a very low content of feeding substance in the water mass during the greater part of the year.

Obviously, species following this type of reproduction have a less extensive distribution than those with a

plankton phase of development in their ontogenesis. Thus, a number of Pacific boreal species of bivalves, which have the plankton-larva phase in their ontogenesis, are spread far toward the north and reach the Dezhnev Cape and the Beaufort Sea, while, judging by the distribution of gastropods of *Neptunea* genus (Golikov, 1963), whose young individuals develop directly from bottom egg capsules, the northern border of the Pacific boreal district lies in the Bering Sea to the south of the Anadyr Bay and Norton Sound Bay. It is characteristic of mobile organisms (e.g. Amphipoda - Gurjanova, 1951, Tzvetkova, 1975; or fishes - Andriashev, 1939) that irrespective of their manner of reproduction, they have a somewhat larger distribution area than organisms with restricted mobility, devoid of a pelagic development stage. This is again striking evidence of the vital importance of the plankton-larva phase for the widest distribution of organisms (within the range of genotypic characteristics).

The formation of floro-faunal complexes and their further distribution, history, geography and evolution are reflected in the formation of epibioses of the upper regions of the shelf in the northwestern part of the Pacific and the Polar Basin. It is clear that local specific populations are elementary units, organizing the floro-faunal complexes and the ecosystems which they compose.

The process of speciation, consisting of a series of gradual eco-physiological adaptations, first on an organismic level, then on tissue, cellular and molecular levels of organization, and changing from modificationary alterations to genotypical reorganization via selection at the molecular level (Golikov, 1973), must have preceded the process of distribution of local populations when conditions became greatly changed. The history of the fauna formation of separate groups of marine benthic animals (Golikov, 1963; Kafanov, 1974; Scarlato, Kafanov, 1975; Tzvetkova, 1975) gives some evidence of the fact that the process of species formation was induced by excessive changes in climate and by a further formation of corresponding water masses. A strict correlation between the speciation and the changes of the force and direction of physico-chemical factors, determining the properties and distribution areas of the newly formed genotypes, offers an opportunity to reconstruct in space and time the specific evolution of organisms even when their fossils are totally absent (Golikov, Tzvetkova, 1972).

The rearrangement of the interlocked DNA, RNA and protein synthesis and the change in primary structure and fermentation activity of proteins, corresponding to the changes which called forth speciation, must have occurred simultaneously and in the same way in every species inhabiting a certain area when they experienced the influence of the same factors inducing speciation. Besides, species of different



systematic groups have similarly changed their condition requirements, securing a successful replication of hereditary properties necessary for reproduction processes. Accordingly, the newly formed species of flora and fauna (including those belonging to different phylogenetic branches of floral and faunal development, and to different large taxons), having in common the time and place when and where they were formed, acquired quite comparable distribution possibilities. As a result, modern species, belonging to different phylogenetic subdivisions, have formed objective biogeographical groups. The distribution of such groups of species coincides with the areas of present-day biogeographical regions and often corresponds to the positions of definite water masses.

The formation and future distribution of species was closely connected with the position of the level of the World Ocean (Lindberg, 1948, 1955, 1974); its large geohydrocratic variations have usually coincided with global climate changes and with changes in the thermal water regime. We have every reason to assume that stenobiontic species with a narrow tolerance range have been formed and have distributed themselves (simultaneously within phylogenetically differing species) during periods of ocean regression, while eurybiontic species with a considerable tolerance range were formed during periods of ocean transgression when the sea shoals with variable hydrological regime occupied vast areas of modern land (Golikov, 1974).

The history of the fauna formation of different systematic groups of organisms shows that the most powerful outbreaks of speciation took place at the time of climate-cooling. It is of interest to note that in cold and temperate waters, formed during the Cenozoic period when the temperature was falling, these large phylogenetic groups of organisms which had originated during the periods of planetary climate-cooling in the preceding geological epochs, attained the greatest quantitative development (Golikov, 1975). For instance, the late Carbonic-Permian catastrophic temperature minimum (which occurred about 250 million years ago) resulted in the formation of the first representatives of a series of systematic groups of a large taxonomic order (Peracarida isopoda, Amphipoda and others, a number of Bryozoa groups, Mollusca, etc.), whose descendants later in the Cenozoic period developed in vast quantities simultaneously in the cold and temperate waters of both hemispheres. In the ecosystems of tropical and subtropical waters, however, any existing representatives of the same groups have formed very small biomasses. This phenomenon may be accounted for by the formation of special enzymes which come into existence at low temperatures and constitute the basis of certain phylogenetic lines of species formation. These enzymes

are most active in the descendants of those species in cold waters, since they undergo a genetic suppression at relatively high temperatures.

One can suppose that species of epibioses, which first experienced the direct influence of changing condition factors, rearranged themselves at a quicker rate than infauna species, which have, to a certain extent, been protected by the micro-conditions of the ground.

The formation of epibioses, constituting the living basis of the ecosystems, followed the formation of biogeographic groups adequate to the environment; they were formed through co-adaptation and integration of local populations of species with similar environmental requirements. Species with different morphofunctional and physiological properties formed populations on different types of ground and at different depths, arranging themselves in interchanging layers which were sometimes of considerable extent.

As a rule, the process of epibiosis formation on ground devoid of living organisms begins with the settling of small and primitive organisms (a bacterial pellicle, meiobentic organisms followed by algal growth, or spongia and hydroid growth). Then, depending upon the surrounding physico-chemical and biotopic environment, in the presence of biologic overgrowth already formed, larvae predominantly of Cirripedia, Gastropoda, Bivalvia and Polychaeta of the families Serpulidae or Sabellidae, begin sinking toward the biotope.

In the majority of cases, species populations of sufficiently larger size and weight which form the biological background of the whole biotope play the dominant part in epibioses, when after a temporary succession they enter the climax state. Besides, the optimum of biological functions in populations is attained by each species under conditions similar to those of their primary adaptation, timed to the formation of their genetic fund.

Background-forming species at certain depths in optimal conditions (for their genetic fund) acquire their greatest energetic power and form the basis for corresponding ecosystems, while other organisms join through co-adaptation with the leading forms, or by entering still unoccupied ecological niches. For example, in the Sea of Japan the background forming species of bivalves, *Crenomytilus grayanus*, has the highest population density and the heaviest biomass (up to 40 kg/m<sup>2</sup>) in the Bay of Peter the Great at a depth of 2-12 (sometimes 20) meters; at such depths they often form solid aggregations and become the leading forms in epibioses, not only on rocky grounds, but also sometimes on silted grounds.

In the Tartar Bay, where the water temperature in summer is, on the average, lower than the optimal temperature for this species, *C. grayanus* is rarely found and yields the

leading part in ecosystems to other organisms. Another background-forming, more warm water species, *Crassostrea gigas*, forms ecosystems in the western part of the Sea of Japan exclusively in well-protected bays, which are sun-warmed in the summer, and is totally absent along open coasts. *C. gigas* may have spread themselves toward the north and penetrated into remote, well-protected districts during periods of climate-warming in former geological epochs (Golikov, Scarlato, 1967; and others). As the background-forming species often find favorable reproduction and development conditions in districts of water areas remote from each other, one can often observe a certain interzonation in the distribution of ecosystems which is also reflected in the biogeographical aquatoria regioning (Golikov, Scarlato, 1968; and others). In epibioses with leading background-forming species, the total number of species, population density and biomass are considerably higher than in biocenoses where the leading role is played by species which offer no refuge or feeding material for other animals (Figs. 1, 2).

Here, in brief, is the history of the formation of biogeographical floro-faunal complexes in cold and temperate waters of the northern hemisphere and the history of modern epibioses formation on the basis of the former.

Figure 3 shows conjectural centers of origin of floro-faunal complexes, and the ancient and modern ways of distribution of the species composing them. When retracing the formation of complexes, the authors used the ecological principle of evolutionary constructions on the basis of a knowledge of ecology and the distribution of recent biogeographic groups of animals (Golikov, Tzvetkova, 1972).

Data on paleofloras and paleofaunas allow us to imagine more or less clearly the pattern of climatic changes in the northern hemisphere during the last geological epochs. Paleogeography of the northern hemisphere is also well-known. The paleogeographic pattern of the recent geological past can be successfully restored by analyses of the geographical distribution of recent species. We can consider as an example the reconstruction of the Quaternary geological history by means of the biogeographical method (Lindberg, 1955, 1972).

Application of the ecological method is based upon the very close dependence of the development of recent floras and faunas upon the history of climatic changes in any part of the Earth. This dependence is determined by the decisive influence of physical-chemical factors on processes of speciation and formation of faunas and also on their subsequent dispersal. Therefore, the juxtaposition of ecological data (first of all, those on thermopathy) and data on the distribution of recent species with information on climatic



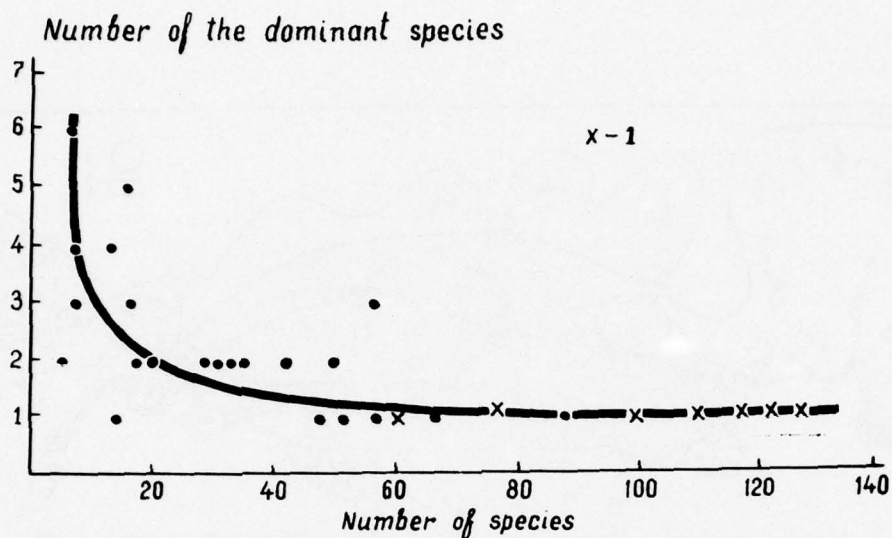


Fig. 1. The general number of species in biocenoses versus the number of leading species and the presence or absence of background-forming species (1) in the Possjet Bay, Sea of Japan. The ordinate value corresponds to the number of leading species in a biocenosis; the abscissa value shows the general number of species.

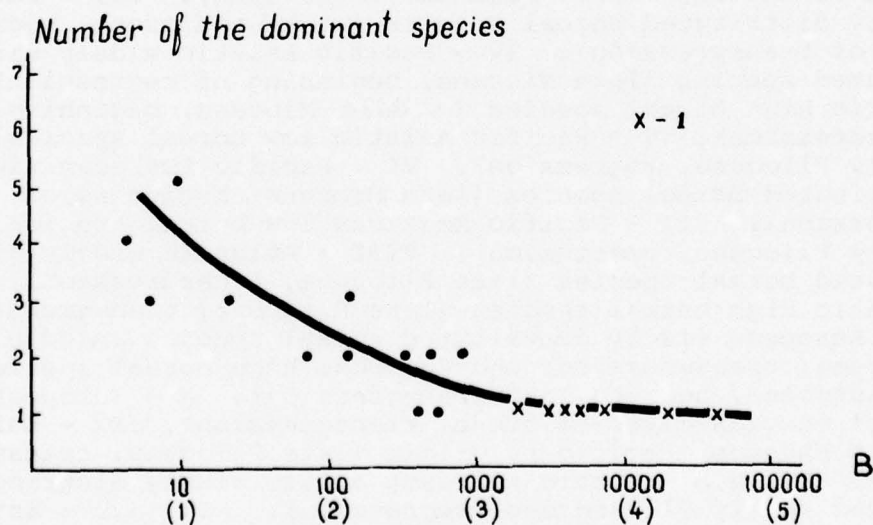


Fig. 2. The general biomass in biocenoses versus the number of leading species and the presence or absence of background-forming species (1). The ordinate value shows the number of leading species in a biocenosis; the abscissa shows the biomass (B) in  $g/m^2$  in a logarithmic scale.

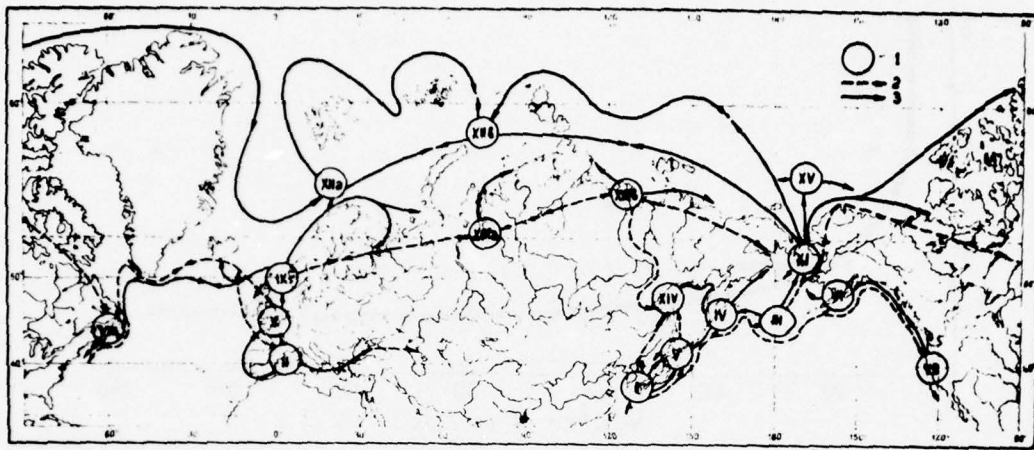


Fig. 3. Centers of origin (1), the ancient (2) and modern (3) distribution pathways of different biogeographical floro-faunal complexes of species in cold and temperate waters of the northern hemisphere as related to geohydrocratic alterations of the ocean level in different geological epochs. I - Pacific Asiatic subtropical species (early Miocene, regression). II - Mediterranean-Lusitanian subtropical species (early Miocene, regression). III - Pacific widely distributed boreal species (middle Miocene, beginning of transgression). IV - Pacific Asiatic widely distributed species (late Miocene, beginning of regression) and Pacific high boreal species (middle Miocene, beginning of transgression). V - Pacific Asiatic low boreal species (early Pliocene, regression). VI - Pacific American widely distributed boreal species (late Miocene, beginning of regression). VII - Pacific American low boreal species (early Pliocene, regression). VIII - Atlantic widely distributed boreal species (late Pliocene, transgression), and Atlantic high boreal species (late Pliocene, transgression). IX - European widely distributed boreal species (middle Pliocene, transgression) and European high boreal species (Pleistocene, next to last transgression). X - European low boreal species (late Pliocene, transgression). XI - Boreal arctic species, Pacific by origin (late Pliocene, transgression). XII a,b - Arctic and west arctic widely distributed species (early Pleistocene, regression). XIII a,b - Estuarine arctic species (Pleistocene, transgression). XIV - Glacial Okhotsk Sea Species (Pleistocene, ultimate stage of regression). XV - East arctic species (Pleistocene, regression).

and paleogeographic history allows us to imagine an ecological environment which was inhabited by these species in the past and to trace ways of their possible distribution. This analysis also allows us to achieve some idea of the probable time and place of origin of the species in question.

Subtropical by origin and subtropical-boreal by area, character species which originated during the beginning of the Miocene (about 25 million years ago) in the region where the Japan Islands are now situated are the most ancient components of modern ecosystems (I).

The low level of the ocean at that time and the absence of strict hydrological borders between waters washing the coasts of Asia at latitudes from Japan to the Bering land might have stimulated a wide distribution of these species. After further climatic cooling, these species disappeared from aquatoria with unsuitable temperature regimes, but survived and until the present were dominant in epibioses in protected bays of the Sea of Japan, the southern part of the Okhotsk Sea, northern Japan and the southern Kuril Islands, which are well-warmed in summer. *Littorina brevicula* in the littoral and species of *Sargassum* genera, *Crassostrea gigas* and some others in the shoals and sublittoral are examples of such species.

At the same time or at a somewhat later period, in the remnant of the Tetis Sea, the Atlantic subtropical species (II) were being formed; some of them later spread toward low boreal waters and composed the shoal ecosystems along the coasts of France, England and Germany.

The temperature drop during the second half of the Miocene (15 to 20 million years ago) resulted in the formation of the corresponding widely spread boreal Pacific species; a considerable part of them hold the leading role at present in the epibioses of the shelf and bathyal on both the Asian and American coasts of the Pacific, or are parts of ecosystems with other dominant species. The formation of these species might have taken place in the southern part of the Bering Sea (III), while their wide distribution may be accounted for by the comparatively equal hydrological conditions in the Pacific up to the latitude of 38-39° N at the middle of the Miocene. Later, when the water regime of the northern and southern parts of this aquatorium became strictly different, these species either changed their reproduction periods or survived at considerable depths. *Fucus evanescens*, *Chthamalus dalli*, *Mytilus edulis*, *Littorina kurila*, *Metridium senile fimbriatum* and others may serve as examples of species in this biogeographical group, playing the leading role in epibioses and forming species associations.

In the Sea of Japan, widely distributed boreal Pacific species form intermittent associations only on open coasts



in relatively cool waters, while further to the north they are more commonly the leading forms in epibioses in protected districts.

The growth of a difference in the hydrological regime of Asian and American coastal waters and the great depths which were formed in the southwestern part of the Bering Sea caused a differentiation within Asian and American coastal boreal species, which were formed correspondingly at either Kamchatka (IV) or Alaskan coasts (VI).

Some of these species are, at present, the leading forms of a series of shoal epibioses (*Gloiopeltis capillaris*, *Zostera asiatica*, *Collisella digitalis*, etc.), while others have formed common secondary components of ecosystems with dominant species of a different genesis.

In the late Miocene (about 10 million years ago) due to the progressive decrease in temperature, a large difference in newly-formed hydrological conditions established a border between the upper boreal and lower boreal waters of the Pacific, which caused, at the very end of the Miocene or at the beginning of the Pliocene, the formation of high boreal Pacific species at the southeastern Kamchatka coasts (IV) and the formation of Asian low boreal species at the point where Southern Sakhalin and Hokkaido are presently situated (V).

At approximately the same time, coastal American low boreal species sprang into existence along northern California (VII). Due to their unequal genotypical tolerance, caused by conditions under which they originated, high boreal and low boreal species were unable to spread themselves beyond the borders of the corresponding sub-regions. In epibioses of the shelf in the coastal Asian low boreal waters, such background-forming species as *Laminaria japonica*, *L. eichoroides*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus difficilis* and others are usually the dominant species, while in high boreal waters the leading role is played by *Alaria fistulosa*, *Pododesmus macrochisma*, *Chlamis beringianus*, *Balanus cariosus* and others.

A mighty ocean transgression in the second half of the Pliocene caused a series of eurybiontic representatives of the boreal Pacific flora and fauna to migrate through the northern part of Canada, which was covered with water, toward the North Atlantic. At that time, the boreal hydrological regime established itself in the North Atlantic and an original boreal Atlantic species was formed. It was predominantly composed of immigrants from the Pacific, re-formed into peculiar species (more seldom into subspecies) on the coasts of America (VIII) or Europe (IX,X). The smaller part of the species was formed along the coasts of Europe from local Tetis and Paratetis genetic elements (species of *Gammarus* genera, *Tritia* and others).

Representatives of *Fucus*, *Laminaria*, *Littorina* and other genera dominate in epibioses of the shoals in many parts of the Atlantic boreal region.

A considerable progressive cooling toward the end of the Pliocene (2.5-3 million years ago), which resulted in the formation of glaciers in Greenland, Iceland and the Bering Sea Islands (Einarsson, Hopkins, Doell, 1967; and others) and in a considerable drop in water temperature, must have put an end to the migration of the relatively warm water boreal fauna from the Pacific to the Atlantic. Between the Pliocene and the Pleistocene, the progressive temperature drop led to the formation of boreal arctic species in the northern part of the Bering Sea, which were Pacific by origin (XI), and in the Barents Sea, which were Atlantic by origin (XII). These species had an opportunity to distribute themselves widely across the whole Arctic Ocean; in relatively cool elitoral waters they joined the boreal epibioses of the Pacific and, to a lesser degree, of the Atlantic Ocean. Separate representatives of *Eunephthya*, *Musculus*, *Neptunea*, *Buccinum* genera and others dominate in a series of epibioses in arctic and high boreal waters.

The regression of the ocean, which started at the beginning of the Pleistocene (1.8-1 million years ago) strictly diminished the entrance of the North Atlantic warm stream to the coasts of northern Europe. This may have been the most important cause of the extensive freezing in the high Atlantic coastal latitudes during the Pleistocene. The hypothetical Thule mountain ridge that may have connected America, Greenland, Iceland and Europe at the point where northern England and western Norway are now situated, and which supposedly towered above the water, might have formed an unsurpassable barrier for the Gulfstream.

However, a dryland bridge between Europe and America, which appeared more than once, could only have occurred at a time when the ocean was regressing more excessively in the Neogene than many authors believed.

Such geological data as the fall in depth and the hollow formation in the early Pleistocene in many regions of the World Ocean (probably including the depths of the Polar Basin) and the formation of the basins, capable of containing vast water masses, as well as paleontological data (Saks, 1953; Kotenov, 1970; and others) offer a possibility for the hypothesis that the ocean level during this period was 500 meters lower than the modern ocean level.

The increase of freezing in the Polar Basin and the formation of the high arctic water mass with temperatures under zero during the whole year resulted in the formation of the arctic species in this basin; they are endemic in the Polar region, but originated from surviving boreal arctic species. Biogeographical and paleontological data (Saks,

1948; Gurjanova, 1957, 1970; Tolmachev, Turtzev, 1970; Golikov *et al.*, 1974; and others) give evidence of the fact that at the time of the early Pleistocene regression the Arctic Ocean at the point of the Novosibirsky Islands was divided by the Lomonosov Ridge towering over the water. As a result, one part of the arctic species originated in the western part of the Polar Basin (XII), and the other, in the eastern part (XV). In the majority of arctic epibioses, arctic species do not form large biomasses and yield the leading role to the boreal arctic species. However, in some epibioses occurring in upper arctic waters, such species as *Laminaria longicruris*, *Anonyx sarsi*, *Strongylocentrotus golikovi*, *Buccinum hydrophanum*, *Oenopota gigantea* and others occupy the dominant position.

The arctic glacial Okhotsk Sea Species (XIV) may have originated toward the end of the mentioned ocean regression, in the hollow of the western part of the Okhotsk Sea formed at that time. Furthermore, these species have not developed and distributed to a great degree and in spite of their considerable diversity, they occupy only a subordinate place in the greater part of the Okhotsk Sea epibioses.

During the period of the next to the last transgression, which followed the early Pleistocene regression, when water covered the low-lying lands of Europe, Siberia and America, an estuarine arctic water mass was formed in the region where the upper arctic marine waters and the still warmer river waters were commingling, thus inducing the formation of the corresponding faunal complex (Golikov *et al.*, 1974). Due both to the considerably eurybionthic character of the estuarine arctic species and to the existence of broad migratory paths among estuarine systems of Eurasian reservoirs during the next to the last transgression (Lindberg, 1970), which occurred about 100 thousand years ago, many of these species have an interzonal distribution. Species of the *Mesidothea* genera dominate in estuarine arctic ecosystems while in infauna, the bivalve molluscs of the *Portlandia* genus are predominant.

The subsequent less striking climate and ocean level changes and the gradual establishment of present conditions brought to life the present correlation between the biomass and biogenetic resources in species of different origin within epibioses.

It is a fact of certain interest that in the northern hemisphere one can observe a general tendency of development and distribution of the organic world from the southwest toward the northeast. This regularity is probably determined by the direction of the Earth's rotation and conforms with geomorphological changes and with the direction of movement of magma masses and sea streams.



## REFERENCES

- Andriashev, A. P. 1939. *A Survey of Zoogeography and of Fauna Origin of the Fishes of the Bering Sea and the Adjoining Waters*, 1-185. Leningrad: Leningrad State Univ. Press.
- Einarsson, T. D., Hopkins, D. M., and Doell, S. E. 1967. The stratigraphy of Tjornes, Northern Iceland and the history of the Bering Land Bridge. *The Bering Land Bridge*. Stanford: Stanford Univ. Press. 112pp.
- Golikov, A. N. 1963. Gastropods of the genus *Neptunea* Bolten. *Fauna USSR*, 85; *Molluscs*, 5,1. Leningrad, Moscow: Acad. Sci. USSR. 217pp.
- Golikov, A. N. 1973. Species and speciation in poikilothermal animals. *Mar. Biol.*, 21,4: 257-268.
- Golikov, A. N. 1974. The origin and evolution of shelf ecosystems in temperate and cold waters of the northern hemisphere and certain principles of biogeographical zonation. *Hydrobiology and Biogeography of the Shelf of the Temperate and Cold Waters of the Ocean*, 20-22. Leningrad: Nauka.
- Golikov, A. N. 1975. On parallelism and convergency in evolution of sea ecological systems. *Shelf Biology, Theses of Reports to the All-Union Conf.*, 30-31. Vladivostok.
- Golikov, A. N., Averintzev, V. G., Sheremetevsky, A. M., Luleev, V. I., and Novikov, O. K. 1974. Certain regularities of life distribution in the Novosibirsky shoals and in adjoining aquatoria. *Proc. Sci. Session Zool. Inst. Acad. Sci. USSR*, 1973, 12-13. Leningrad: Nauka.
- Golikov, A. N., and Scarlato, O. A. 1967. Ecology of bottom biocenoses in the Possjet Bay (the Sea of Japan) and the peculiarities of their distribution in connection with physical and chemical conditions of the habitat. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 15: 193-201.
- Golikov, A. N., and Scarlato, O. A. 1968. Vertical and horizontal distribution of biocenoses in the upper zones of the Japan and Okhotsk seas and their dependence on the hydrological system. *Sarsia*, 34: 109-116.

- Golikov, A. N., and Tzvetkova, N. L. 1972. The ecological principle of evolutionary reconstruction as illustrated by marine animals. *Mar. Biol.*, 14: 1-9.
- Gurjanova, E. F. 1951. The Amphipoda Gammaridae of the seas of the USSR and of neighboring waters. *Guides to the Fauna of the USSR*, 74: 1-441. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR.
- Gurjanova, E. F. 1957. On the zoogeography of the Polar Basin. *Materials of the Observation of the Scientific Drifting Station "The Northern Pole 3" and "The Northern Pole 4," 1954-1955*, 243-262. Leningrad.
- Gurjanova, E. F. 1970. The peculiarities of fauna of the Arctic Ocean and their role in the history of its formation. *The Arctic and Its Coasts in the Cainozoic Period*, 126-161. Leningrad.
- Kafanov, A. I. 1974. Zoogeographical peculiarities and the ways of the formation of Cardiidae Fauna (Mollusca, Bivalvia) in cold and temperate waters of the northern hemisphere. *Hydrobiology and Biogeography of the Shelf of the Temperate and Cold Waters of the Ocean*, 23-24. Leningrad: Nauka.
- Kotenev, R. N. 1970. Relief, bottom depositions and some peculiarities of geological formation in the continental slope of the eastern regions of the Bering Sea. *Tr. VNIRO*, 70: 43-69.
- Lindberg, G. U. 1948. Why the microrelief of land of the sea bottom is being retained. *Isv. Ak. Nauk. SSSR, Biol. Ser.*, 5: 349-359.
- Lindberg, G. U. 1955. *The Quaternary Period from the Standpoint of Biogeographical Data*. Leningrad: Acad. Sci. SSSR. 334pp.
- Lindberg, G. U. 1970. Strong alterations of the ocean level in the quaternary period and their influence on the formation of the Arctic Basin and its organic world. *Sev. Led. Okean i ego Berega v Kainozoe*, 101-112. Leningrad: Hydrometisdat.
- Lindberg, G. U. 1972. *Strong Alterations of the Ocean Level in the Quaternary Period*. Leningrad: Nauka. 547pp.
- Mileikovskiy, S. A. 1971. Types of larval development in

- marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a reevaluation. *Mar. Biol.*, 10,3: 193-213.
- Saks, V. N. 1948. The enigma of submarine valleys. *Priroda*, 9: 32-40.
- Saks, V. N. 1953. The quaternary period in the Soviet Arctic. *Tr. Nauch. Issled. Inst. Geol. Arktiki.*, 77: 1-627.
- Scarlato, O. A., Golikov, A. N., Vassilenko, S. V., Tzvetkova, N. L., Grusov, E. N., and Nesis, K. W. 1967. Composition, structure, and distribution of bottom biocenoses in the coastal waters of the Possjet Bay (the Sea of Japan). *Issled. Fauny Morei*, 5,13: 5-61.
- Scarlato, O. A., and Kafanov, A. I. 1975. Basic peculiarities of formation of modern sea malacofauna of the shelf in cold and boreal waters of the northern hemisphere after example of bivalve molluscs. *Shelf Biol., Theses of Reports of All-Union Conf.*, 161-162. Vladivostok.
- Thorson, G. 1936. The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom invertebrates, compared with those of other seas. *Medd. Grønland*, 100: 1-155.
- Thorson, G. 1950. Reproduction and larval ecology of marine invertebrates. *Biol. Rev.*, 25: 1-45.
- Tolmatchev, A. O., and Jurtzev, B. A. 1970. The history of arctic flora formation and its connection with the history of the Polar Basin. *Sev. Ledovityi Okean i ego Poberejie v Kainozoye*, 87-100. Leningrad.
- Tzvetkova, N. L. 1975. *The Coastal Gammarids of the Arctic and Far East Sea and of Adjoining Waters*, 1-256. Leningrad: Nauka.



## SEASONAL VARIATION OF CRAB LARVAE ALONG THE OREGON COAST

R. Gregory Lough  
National Marine Fisheries Service  
Northeast Fisheries Center  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Bimonthly plankton samples were collected for two years along a transect off the central Oregon continental shelf (44°39'N) to document the species of crab larvae present, their seasonality, and their onshore-offshore distribution in relation to seasonal changes in oceanographic conditions. During the fall and winter, surface currents along the Oregon coast typically flow northward with an onshore component. However, during the spring and summer, the surface flow is southward with an offshore component. Marked differences in oceanic regimes are associated with the current reversals.

The distribution of crab larvae off the Oregon coast is in general agreement with the known distribution of the adults, and to a lesser extent with the seasonal changes in ocean currents. Most larvae of the 41 identified species appear in the plankton from February through July within 18 km of shore with greatest abundance in May-June. The most abundant larvae are those of the intertidal and sublittoral species (*Pachycheles pubescens*, *Fabia subquadrata*, *Pinnixa littoralis*, *Cancer oregonensis*, *Pugettia* spp., *Pagurus granosimanus*, and *Pagurus ochotensis*) reaching densities of 10-1000 per m<sup>3</sup> at 2 and 5 km of shore.

The offshore or onshore transport of the larvae is relative to the intensity of coastal upwelling or downwelling; however, the extent of this transport generally is limited to within 18 km of shore. The differential behavior of larvae during their development is an important feature in determining their position in the water column and subsequent transport by coastal currents. Most early stage crab larvae are found near the surface, whereas late stage larvae are found deeper, near the bottom. Those few nearshore species (*Cancer oregonensis*, *Cancer magister*, *Pugettia* spp., *Lophopanopeus bellus*, *Emerita analoga*), whose larvae consistently occur offshore beyond 18 km, usually have a combination of the following features:

(1) their larvae occur in comparatively high densities during late spring and summer, (2) they have a relatively long pelagic life, and (3) their larvae may exhibit a strong photopositive response during the early megalops stage and occur in the surface waters. This "anomalous" behavior appears to be an adaptive feature enabling the early megalops of these species to be concentrated near shore by the onshore surface currents prior to settlement. Within 5-9 km of the coast, a strong onshore component of the surface currents coupled to a lesser degree with the conservative effect of alongshore tidal oscillations is believed to be the major mechanism retaining larvae in the vicinity of the nearshore parent populations, regardless of the season.

EXPERIMENTS ON THE DYNAMICS OF DEEP OCEAN  
ECOSYSTEMS: ENERGY FLOW AND MASS FLUX

Gilbert T. Rowe  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

The Departments of Biology and Chemistry at the Woods Hole Oceanographic Institution are involved in an integrated, interdisciplinary investigation of the energetic pathways of organic matter across the benthic boundary layer of the deep-sea off the east coast of the United States. Experiments and sampling are being conducted primarily at two permanent bottom stations (1800 and 3600 meters depth) using the manipulative and observational capabilities of the Deep Submergence Research Vessel ALVIN.

Surface-ship sampling for the past century in the deep-sea has allowed us to define the standing crop and community structure of the fauna at the sediment-water interface, but little is known of the functional significance of the biota in energy flow and remineralization processes.

*In situ* manipulative and observational capabilities with DSRV ALVIN are allowing WHOI ecologists to conduct long-term experiments and monitoring which will elucidate the pathways and the rates at which organic matter is converted to energy or biomass. The experiments and sampling include measurement of sedimentation rates using large traps, *in situ* oxygen demand and inorganic nutrient fluxes in the sediments using bell jar-like incubation chambers, *in situ* respiration and excretion on individual animals captured with traps and slurp guns, microbial degradation studies, colonization and succession on azoic sediment surfaces, growth studies using isotope aging techniques and feeding experiments using baits and time-lapse photography. The goal of the project is the ability to predict how variations in the rates and forms of organic matter input into the deep-sea affect community structure and remineralization potentials.



FOULING COMMUNITIES AND GENETIC DIVERSIFICATION  
IN THE MARINE ENVIRONMENT

Bruno Battaglia  
Istituto di Biologia Animale  
Universita degli Studi di Padova  
35100 Padova, Italy

'Fouling' communities share with other associations of marine organisms the property of undergoing qualitative and quantitative modifications, both in time and space. For research leading to the comparative analysis of the species present, of their settlement and growth periods, of populations succession, and of the abundance of the main sessile organisms in habitats exhibiting different features, the marine biologist may utilize artificial substrates immersed in the sea at various depths, in adequately pre-selected localities.

The use of these artificial substrates, and the possibility of situating them wherever required and for whatever length of time, permits one to carry on important 'natural' experiments useful for the solution of a wide range of problems in theoretical as well as in applied marine biology. The use of such procedures will provide an advantage to the marine ecologist wishing, for instance, to approach the question of the origin and evolution of benthic communities; to the biologist who wants to analyze the complex mutualistic and competitive interactions among the community members and to detect the nature of chemical mediators likely to play a fundamental role in these interrelations; to the student of larval biology and life histories; to the pollution expert, intending to utilize 'fouling' communities as indicators of water quality; and, finally, to the population geneticist trying to detect sympatric or allopatric intraspecific divergencies and to estimate the role played by natural selection in determining the observed

differences. The latter point is the one to which, as a geneticist, I will devote more attention. We shall see later how the results of research along the lines briefly listed above may, in turn, help the specialist in fouling communities to solve some of his particular problems.

In order to deal with evolutionary problems a preliminary illustration of the tools currently available to the ecological-geneticist might be useful: in other words, an illustration of what benthic organisms are suitable for the genetic analysis of differentiation.

The genetic basis for differences within and between geographically separated populations of single species has been studied through laboratory experimentation for very few organisms. The beginning of this area of research is marked by the discovery of species exhibiting visible genetic polymorphisms and, at the same time, suited for culture and crossbreeding in the laboratory. From this viewpoint some Isopods such as *Jaera* and *Sphaeroma*, copepods of the genus *Tisbe*, the compound ascidian *Botryllus*, and the polychaete worm *Pomatoceros* proved quite useful. As an example, I shall briefly refer to the case of *Sphaeroma serratum*, which is represented along the coasts of Brittany by five main morphs distinguishable by their color patterns. Bocquet, Levi and Teissier (see Lejuez, 1974, for reference) have shown that the phenotypes *discretum*, *lunulatum*, *ornatum*, *signatum*, and *albicans* are under the control of four pairs of independent alleles which make an epistatic series. The frequencies of these genes, although remarkably stable in time, vary from station to station. For a few years the geographic distribution of the species, in its various genotypes and phenotypes, has been followed with great interest. Some observations suggest a certain correlation of the frequency of the various morphs with temperature. It has also been possible to determine that the differences between localities are due to Wright effect since the density of natural populations of *Sphaeroma* is quite high. More recently, West (1964) and Bishop (1969) have carried out similar investigations in another species, *Sphaeroma rugicauda* which is very common along the English coasts. Here the morphs are controlled by several non-epistatically interacting genes. One of them, *yellow*, undergoes seasonal fluctuations with the highest frequency in winter, indirectly suggesting an adaptive function for this polymorphism.

Another example is offered by the colonial ascidian, *Botryllus schlosseri*, studied in Italy by Sabbadin (1972) and in the United States by Milkman (1967). For the population from the lagoon of Venice, Sabbadin and coworkers were able to discover the Mendelian basis of the color polymorphism characteristic of the species: segregation

at four loci accounts for orange, reddish and blue pigment cells, and singly or double-banded intersiphonal bands. But, as in *Sphaeroma*, the selective significance of the polychromatism in *Botryllus* can only be suspected.

A species where it has been possible to demonstrate the adaptive function of polymorphism, is the harpacticoid copepod *Tisbe reticulata*, characterized by a striking polymorphism consisting of the different distribution and color of pigment in the hypodermal cells of the cephalothorax and the free thoracic segments. In the lagoon of Venice the species is represented by three main forms which can be identified in both sexes, plus one minor variant. This polymorphism, controlled by a series of alleles at the same locus,  $V^V$ ,  $V^M$ , and  $v$  is adaptive and balanced, being maintained by the superiority of heterozygous genotypes (Battaglia, 1964; 1970). In fact, we have experimental evidence that certain physical ecological parameters, such as salinity and temperature, act as powerful selective agents on the various genotypes. In particular, differences in the water temperature are responsible for differences in the equilibrium frequencies of the genes which control polymorphism, and this applies both to natural and experimental populations.

The possibility that the physical factors of selection also operate in another species of *Tisbe*, *T. holothuriae*, is indirectly suggested by the finding of different degrees of "concealed genetic variability" in populations from southern France living in marine and in brackish-water habitats (Battaglia, 1970). A similar situation which legitimates the hypothesis that these inter-population differences are due to different ecological characters, and consequently to different selective pressures of the environments from which the populations come, has recently been found in 2 populations of the upper Adriatic.

Moreover, the species *Tisbe holothuriae* shows varying tolerance to low salinities. The physiological geographic races are clearly genetic races, since the observed physiological differences are preserved in populations cultivated in the laboratory for years (Battaglia, 1967).

Another species, *Tisbe clodiensis*, exhibits a polychromatism which is controlled by only two alleles of the same gene. In this case polymorphism is balanced since heterosis plays an important role in its maintenance. The fact that in experimental populations of *T. clodiensis* equilibria are eventually reached suggests that this polymorphism has an adaptive meaning. However, the equilibrium values seem to depend to a considerable extent on the initial composition of the population, whereas the effect of factors such as salinity or temperature is less appreciable. In other words, in *Tisbe clodiensis* the more effective



factors of selection seem to be biotic rather than physical. An experiment has been devised to test the hypothesis that the genetic structure of populations of a marine species may be influenced by the biotic factors of the environment. The experiment consisted of raising in the same culture vessel two species of *Tisbe*, namely *T. clodiensis* and *T. reticulata*, both polymorphic and therefore suitable for visible manifestation of possible genetic effects of co-existence. It was found that whereas in *T. reticulata* the gene frequencies at equilibrium seem to be unaffected by the presence of *T. clodiensis*, the equilibrium values in the latter differ significantly according to the presence or absence of *T. reticulata* in the same culture vessel (Table 1). The mechanisms responsible for this phenomenon are still obscure, although it is likely that interactions of a chemical nature are involved between the two competing species.

As we have seen, the use of species exhibiting visible polymorphism is very effective for the study of evolutionary events over the short time intervals accessible to the biologist. But when this favourable condition is not available, another valuable method for revealing and estimating genetic variability is provided by the analysis of protein variation by means of electrophoretic techniques. Examples of this kind of investigation on marine populations are becoming more and more numerous. The main purpose is to elucidate the possible adaptive significance of these biochemical polymorphisms, and to see to what extent the observed genetic variability can be related to ecological stability or diversity.

Since this subject will soon be developed by Dr. Gooch and Dr. Levinton, who have devoted most of their recent research to biochemical polymorphisms of organisms belonging to fouling communities (see, for reference, Gooch, 1975; Koehn and Mitton, 1972; Levinton and Fundiller, 1975), I shall confine myself to reporting on a case of adaptive enzyme polymorphism recently investigated in our laboratory. The marine amphipod, *Gammarus insensibilis*, has been tested by electrophoresis for several enzyme systems. In particular, the esterase systems appeared polymorphic at the level of five loci (Battaglia and Bisol, 1975). The results of crosses and the agreement with the Hardy-Weinberg distribution indicate the genetic nature of this polymorphism. One of the loci involved, Est-6, undergoes wide seasonal fluctuations (Table 2) with deviations from Hardy-Weinberg due to an excess of heterozygotes. The observed changes in gene frequency seem to depend largely on natural selection. As also suggested by laboratory experiments, temperature must be the major factor in this respect.

Table 1.

Biotic factors of selection in *Tisbe clodiensis*. Frequency of the allele *p* in experimental populations of *T. clodiensis*, with and without *T. reticulata* in the same culture. Initial frequency = .50 (from Battaglia, 1970).

| Sampling<br>(every 20 days) | Monospecific<br>populations | <i>T. clodiensis</i> +<br><i>T. reticulata</i> |
|-----------------------------|-----------------------------|--|
| 1                           | .88                         | .59  |
| 2                           | .86                         | .69  |
| 3                           | .84                         | .49  |
| 4                           | .81                         | .60  |
| 5                           | .75                         | .65  |
| 6                           | .76                         | .69  |
| 7                           | .81                         | .65  |
| 8                           | .78                         | .61  |

Table 2.

Adaptive polymorphism in *Gammarus insensibilis*. Seasonal changes of gene frequency for the Est-6 locus (from Battaglia and Bisol, 1975).

| Month    | N   | Gene frequency Est-6 - <i>p</i> |
|----------|-----|---------------------------------|
| October  | 179 | .10                             |
| November | 140 | .22                             |
| December | 174 | .45                             |
| January  | 119 | .49                             |
| April    | 58  | .21                             |
| May      | 38  | .04                             |
| July     | 51  | .02                             |

As we have seen, copepods of the genus *Tisbe* provide very good material for population genetics studies in the marine environment. In addition to that, the recent discovery of several sympatric and allopatric sibling species, and of variable degrees of reproductive isolation in geographic populations of the same species make *Tisbe* an excellent organism for research on speciation patterns as well (Volkmann-Rocco, 1971; Volkmann-Rocco and Battaglia, 1972; Battaglia and Volkmann-Rocco, 1973).

There are species, such as *Tisbe holothuriae*, whose various geographic populations, including those separated by the Atlantic Ocean, are perfectly interfertile, with F<sub>1</sub> hybrids which are often heterotic. Populations of other species, like *Tisbe reticulata*, are interfertile but there is evidence of an incipient reproductive isolation. The most interesting case concerns *Tisbe clodiensis*, whose different geographic populations exhibit all stages of reproductive divergence ranging from complete interfertility to complete intersterility, with the frequent occurrence of "relative intraspecific incompatibility". A detailed account of this situation which in many respects resembles the case of *Drosophila paulistorum*, is in course of publication (Volkmann, Battaglia and Varotto).

*Tisbe* is now also the object of research on biochemical polymorphisms. The first results of electrophoretic investigations carried out for general proteins and fifteen enzyme systems in several species, races, and genotypes, show that the biochemical similarity increases with the degree of taxonomic affinity (Table 3).

The cases just described indicate the usefulness and relevance to the geneticist of some species belonging to the 'fouling' community or closely associated with it.

Both the discovery of easily reared benthic species, and the increasing application of electrophoretic analysis, have disclosed new perspectives to the study of genetic diversification in the marine habitat. We shall see now to what extent the results thus achieved may help the marine ecologist or the biological oceanographer to solve some of his problems. For instance, the demonstration of the selective importance of certain biotic environmental factors may lead to a new way of approaching the problem of the origin and evolution of benthic communities. This problem will be more adequately dealt with if, in addition to the genetic research, other kinds of studies are conducted aiming to detect the nature and function of possible chemical mediators. In the final analysis these mediators represent effects, far from negligible, of genic action. This approach will contribute to a better understanding of the adaptive and evolutionary strategies utilized by the organisms living in the sea.



The results of genetic studies conducted on fouling species can also help to elucidate some problems of larval biology with special concern to the question of inter-relations between larval and adult stages. Perhaps the consideration of biotic factors of selection will provide a useful background for a further discussion of this interesting point.

We have already seen how, in *Tisbe clodiensis*, unlike *T. reticulata*, biotic factors appear to play a far more significant selective role than physical factors. The very presence of another species in the culture vessel of *T. clodiensis* affects the fitness of at least one of its loci. In other words, interspecific competition in *T. clodiensis* conditions the selective values of certain genes to a considerable degree. The analysis of this phenomenon has been recently extended to the level of intraspecific competition (Fava 1974, 1975).

With the purpose of determining in a more rigorous way the biotic factors of selection which affect the fitness of various genotypes of *T. clodiensis*, five types of experimental populations were utilized:

- 1) Populations started with equal numbers of virgin females and males of the three genotypes ( $pp$ ,  $pP$ ,  $PP$ ) at  $f(p) = f(P) = 0.5$  in Hardy-Weinberg proportions.
- 2) Populations started with equal numbers of heterozygous females and males;
- 3) Populations started with equal numbers of recessive homozygous females and dominant homozygous females, each fertilized by males of the same genotype;
- 4) Populations with virgin females and males of the three genotypes at  $f(p) = 0.2$ ,  $f(P) = 0.8$  in Hardy-Weinberg proportions;
- 5) One population as in 4) but with  $f(p) = 0.7$  and  $f(P) = 0.3$ .

The gene frequencies in these populations were followed for about fifteen generations. The results suggest interactions between genotypes which may affect their survival. The interaction between adults and larval stages appears quite remarkable. Fitness, in *Tisbe clodiensis*, is a function of the genetic structure of the population and of population density. Certain comparisons seem to indicate that sexual selection is also involved. The selective pressure is then determined by a great number of biotic components which operate in the various stages of life cycle, similarly to what has been described by Kojima and Tobari (1969) in *Drosophila*. It seems reasonable to suggest that in *T. clodiensis*, at least under these experimental conditions, a frequency-dependent mechanism is involved. Equilibrium conditions would thus be determined

not only by heterozygote superiority but also, or prevalently, by a progressive minimization of selection coefficients as equilibria are approached.

A reasonable hypothesis to explain the mechanisms through which competing species or genotypes modify the equilibrium values of certain genes is chemical interaction. This is supported by the results of other experiments carried out to test whether, in *T. clodiensis*, the survival of a genotype from nauplius to adult may be altered by the presence of other genotypes in the same culture vessel. In a first series of experiments, the survival of nauplii, pp, was measured 1) in a monomorphic culture, 2) in the presence of adult pp females, and 3) in the presence of adult PP females. A similar experiment was carried out with PP nauplii. The results indicate survival values significantly lower for nauplii, especially PP nauplii, competing with adults of a different genotype.

The existence of such interactions between genotypes of the same species had already been detected in *Drosophila* by several authors, e.g., Lewontin, Weisbrot, Dawood, Strickberger, Huang, Singh, and Kojima (see Fava 1974, 1975 for references), who were able to demonstrate that the phenomenon is controlled by a sort of 'conditioning' of the medium by the biotic products of the various genotypes. In the case of *Tisbe*, the mechanism may be based on the production of differential toxic metabolites. In conclusion, the importance of biotic factors in *T. clodiensis* could be sufficient to justify the peculiar type of geographic isolation occurring in this species.

The hypothesis of chemical mediators may help in the interpretation of some mechanisms responsible for the difference in 'evolutionary histories' often observed in fouling communities. Allee suggested as early as 1934 that aquatic biological associations may condition the surrounding medium by means of secretions or excretions, whose nature and biological effect are one of the most significant problems of sinecology (or 'mass-physiology', to use Allee's term).

These chemicals may have trophic functions, as shown in Provasoli's (1963) brilliant research, defense functions, or oligodynamic functions. The latter operate between individuals belonging to different species, by means of 'allelochemicals' (Whittaker and Feeny, 1971); or, when individuals of the same species are considered, by means of pheromons or self-inhibitors. The pheromons act on the reproductive behavior, on the social regulation and recognition, and on the territorial delimitation. The self-inhibitors act mainly by checking population densities. The theory of the ecological importance of certain organic compounds in the sea, viewed as factors involved in

competition, succession and integration of marine communities, is especially to Lucas' (1955) credit. The use of the term 'ectocrines' to indicate those external metabolites endowed with similar oligodynamic properties has also been introduced by Lucas.

As Pourriot (1966) states, consideration of physical factors, of the mineral chemical constituents, and of the trophic inter-organismic relationships, is not sufficient to explain the structure of the aquatic communities, and even less their variability in time and space. The discovery of external metabolites acting as chemical mediators may hopefully help to explain the complex phenomena of mutualism and antagonism involved in the regulation of communities.

To give an example, Aubert and coworkers (see Sarà, in press, for reference) have recently described a periodic system of antibiotics in unicellular planktonic algae such that the biosynthesis of antibacterial substances can be activated or inhibited by certain chemicals according to the season. Among the various cases illustrated by these French authors, I shall mention the one concerning the relationships between the dinoflagellate *Prorocentrum micans* and some diatoms: the former seems to produce a mediator (a protein having a molecular weight of ca. 50,000) capable of inhibiting the antibiotic synthesis in the diatoms, which, in turn, would produce a mediator (possibly, a nucleoprotein) capable of inducing in the dinoflagella the synthesis of the inhibitor. Feedback mechanisms of this sort, which appear to be widespread in the marine environment, could account for certain otherwise obscure variations in the equilibria of phyto- and zooplankton populations.

The effects of external metabolites are not confined to pelagic life, but also concern interactions among benthic organisms. For example, organisms of a species may produce substances which, although undefinable '*sensu strictu*' as pheromons, can nevertheless influence other individuals of the same species, by inducing self-antagonistic reactions leading, in the case of very high population densities, to an arrest of growth and reproduction. Knight-Jones and Moyse (1961) extended this sort of control mechanism of intraspecific competition to several benthic organisms like ascidians, bryozoans, and sponges. They cite another example, in the life of sessile organisms, where a special role is played by substances which attract larvae, thus inducing them to settle on substrates favourable to their further development. The fixation mechanisms in *Balanus balanoides* and other barnacles are quite well studied -- starting with the early investigations by Knight-Jones (1953) on gregarious behavior and continuing



up to the recent identification of the inducing substances as glyco-proteins and nucleic acids (Gabbott and Larman, 1971).

Also important for the analysis of the recognition mechanisms are Crisp's (1974) observations, according to which the substance responsible for attracting the cyprids of *B. balanoides* and *Elminius modestus*, would be the so called 'arthropodin', a heat-stable proteic component of the cuticle. It seems that the reaction to the stimulus takes place through the recognition of a special molecular configuration of the 'arthropodin'.

In phenomena of this sort (see also Scheltema, 1963), which often imply a precise specificity of action, genetic factors must necessarily be involved. Doyle (1975) recently attempted to construct a theory of 'habitat selection in varying environments', especially concerning the settlement of planktonic larvae of sessile marine invertebrates. With the objective of predicting whether larvae will exhibit habitat preferences, settlement behavior is treated as a Markov chain in which the transition probabilities are the probabilities of encountering a substrate, of metamorphosing on it, of surviving to the adult stage, or of dying in the plankton. The model is illustrated by the results of observations on the serpulid tube-worm *Spirorbis borealis*. The relative attractiveness of fucoid algae as substrates for larvae is shown to differ between populations of *Spirorbis*. Knight-Jones *et al.* (1971) believe that these interpopulation differences in *Spirorbis* might not be due to a non-genetic 'conditioning' of the larvae during embryogenesis. But even if the genetic aspects of preferential settlement have not yet been studied experimentally, a possible clue to the problem is provided by the variety of investigation tools available today to the marine ecologist. It will thus be possible to test Doyle's predictions concerning patterns of dominance and additive genetic variation in preferential settlement of larvae. A proper utilization of electrophoretic techniques might also permit us to evaluate the extent to which the structure of the fouling community depends on the genetic structure of the constituent species.

Another important aspect of the fouling community lies in its possible utilization as an indicator of environmental quality (Relini, Barbaro and Francescon, 1972). According to Redfield and Deevy (1952), this community may be regarded as a climax which is characteristic of the particular substrate and locality. In other words, its structure may reflect the changes, natural as well as artificial, to which the environment is subject in time and space. It is reasonable to assume that what applies to the community as a whole, applies also to its species

members, whose genetic make-up may be expected to reflect selective environmental changes. Some benthic sessile organisms, such as *Mytilus*, provide a most favorable material for studies aiming to establish if and to what extent a particularly deteriorated environment may affect the genetic structure of its populations. Research of this kind is now being carried out in our laboratory, and the first results appear quite promising.

Other benthic organisms, such as *Gammarus*, *Tisbe*, or *Nereis*, could also be utilized for detecting the possible development of genetically induced tolerance to certain pollutants. A few years ago, Bryan and Hammerstone (1971) studied the adaptation of the polychaete *Nereis diversicolor* to estuarine sediments containing high concentrations of copper. High copper animals survive in polluted areas because they have developed a tolerance to the toxic effects of copper which is neither readily lost nor readily acquired by non-tolerant animals. The situation is similar to that found on old mine dumps, where populations of metal tolerant land-plants have evolved. McNeilly and Bradshaw (1968) were able to demonstrate the genetic nature of this acquired tolerance to copper in *Agrostis tenuis*.

In conclusion, the investigations reviewed above are examples of the growing importance of a multidisciplinary approach for a better understanding of the factors governing the origin and evolution of fouling communities. These, at the same time, provide a new tool for tackling a variety of problems which require for their solution observations in nature combined with laboratory experimentation.

Table 3.

Affinity index for biochemical traits between species, sibling species, semispecies and geographic races of *Tisbe* (in brackets, the number of taxonomic units utilised).

|   |      |
|---|------|
| Species (9)                                 | 6.1  |
| Sibling species (5)                         | 23.2 |
| Semispecies (5, <i>T. clodiensis</i> group) | 56.7 |
| Races (7, <i>T. holothuriae</i> )           | 77.4 |

## REFERENCES

- Allee, W. C. 1934. Recent studies in mass physiology. *Biol. Rev.*, 1:1.
- Battaglia, B. 1964. Advances and problems of ecological genetics in marine animals. *Genetics Today*, pp. 451-463. Proceed. XI Int. Congr. of Genetics. Pergamon Press.
- Battaglia, B. 1967. Genetic aspects of benthic ecology in brackish water. *Estuaries*, ed. by G. H. Lauff. Publ. Am. Asso. Advmt. Sci., 83: 574-577.
- Battaglia, B. 1970. Cultivation of marine copepods for genetic and evolutionary research. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 20: 385-392.
- Battaglia, B., and Volkmann-Rocco, B. 1973. Geographic and reproductive isolation in the Marine Harpacticoid Copepod *Tisbe*. *Mar. Biol.*, 19: 156-160.
- Battaglia, B., and Bisol, P. M. 1975. Biochemical polymorphisms in marine crustaceans in relation to their ecology. *Proc. 9th Europ. mar. Biol. Symp.*, pp. 573-585, ed. by H. Barnes. Aberdeen Univ. Press.
- Bishop, J. A. 1969. Changes in genetic constitution of a population of *Sphaeroma rugicauda* (Crustacea: Isopoda). *Evolution*, 23: 589-601.
- Bryan, G. W., and Hammerstone, L. G. 1971. Adaptation of the polychaete *Nereis diversicolor* to estuarine sediments containing high concentrations of heavy metals. I. General observations and adaptation to copper. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51: 845-863.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoreception in Marine Organisms*, pp. 77-85, ed. by P. T. Grant and A. N. Mackie. Academic Press.
- Doyle, R. W. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Amer. Nat.*, 109:113-126.
- Fava, G. 1974. Competizione intraspecifica in *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida). *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti*, 132: 75-85.



AD-A039 888

OFFICE OF NAVAL RESEARCH ARLINGTON VA  
ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES U.S.--U.S.S.R. COOPERATIVE PROGR--ETC(U)  
APR 77 J D COSTLOW

F/G 8/1

UNCLASSIFIED

NL

2 OF 5

ADA039 888





- Fava, G. 1975. Studies on the selective agents operating in experimental populations of *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida). *Genetica*, 45:289-305.
- Gabott, P. A., and Larman, N. N. 1971. Electrophoretic examination of partially purified extracts of *Balanus balanoides* containing a settlement inducing factor. *Proc. 4th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 143-154, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Gooch, J. L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. *Marine Ecology - A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Vol 2(1): 349-409, ed. by O. Kinne. Springer Verlag.
- Knight-Jones, E. W. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during settling in *Balanus balanoides* and other barnacles. *J. Exp Biol.*, 30:584-598.
- Knight-Jones, E. W., and Moyse, J. 1961. Intraspecific competition in sedentary marine animals. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 15:72-95.
- Knight-Jones, E. W., Bailey, G. H., and Isaac, M. J. 1971. Choice of algae by larvae of *Spirorbis spirorbis*. *Proc. 4th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 89-104, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Koehn, R. K., and Mitton, J. B. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and adaptive strategy at an enzyme locus. *Amer. Nat.*, 105:47-56.
- Kojima, K. and Tobari, Y. N. 1969. Selective modes associated with karyotypes in *Drosophila ananassae*. II. Heterosis and frequency-dependent selection. *Genetics*, 63: 639-651.
- Lejuez, R. 1974. Génétique comparée du polychromatisme chez les Sphéromes. *Le polymorphisme dans le règne animal. Mém. Soc. Zool. de France*, 37:41-59.
- Levinton, J. S., and Fundiller, D. L. 1975. An ecological and physiological approach to the study of biochemical polymorphisms. *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 165-179, ed. by H. Barnes. Aberdeen University Press.
- Lucas, C. E. 1955. External metabolites in the sea. *Papers in Marine Biology and Oceanography*, Suppl. to Deep Sea Res., 3:139-148.



- McNeilly, T., and Bradshaw, A. D. 1968. Evolutionary processes in populations of copper tolerant *Agrostos tenuis* Sibth. *Evolution*, 22:108.
- Milkman, R. 1967. Genetic and developmental studies in *Botryllus schlosseri*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 132:229-243.
- Pourriot, R. 1966. Métabolites externes et interactions biochimiques chez les organismes aquatiques. *Année Biol.*, 78:337-374.
- Provasoli, L. 1963. Organic regulation in phytoplankton fertility. *The Sea*, Vol. 2, pp. 165-219, ed. by M. N. Hill. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Redfield, L. W., and Deevy, E. S. 1952. Temporal sequences and biotic successions. *Marine Fouling*. Woods Hole: Woods Hole Oceanogr. Inst.
- Relini, G., Barbaro, A., and Francescon, A. 1972. Distribuzione degli organismi del fouling in relazione all'inquinamento urbano di Venezia. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti*, 130:433-448.
- Sabbadin, A. 1972. Results and perspectives in the study of a colonial Ascidian, *Botryllus schlosseri*. *Proc. 5th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 327-334, ed. by B. Battaglia. Padua and London: Piccin.
- Sarà, M. (in press) Relazioni chimiche fra gli organismi nel mare. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*.
- Scheltema, R. S. 1963. Interaction of a gastropod veliger and bottom sediment resulting in metamorphosis. *Proc. Int. Cong. Zool.*
- Volkman-Rocco, B. 1971. Some critical remarks on the taxonomy of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Crustaceana*, 21:127-132.
- Volkman-Rocco, B., and Battaglia, B. 1972. A new case of sibling species in the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Proc. 5th Eur. mar. Biol. Symp.*, pp. 67-80, ed. by B. Battaglia. Padua and London: Piccin.
- Volkman-Rocco, B., Battaglia, B., and Varotto, V. (in press) A study of reproductive isolation within the superspecies *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida).

West, D. A. 1964. Polymorphpism in the Isopod *Sphaeroma rugicauda*. *Evolution*, 18:671-684.

Whittaker, R. H., and Feeny, P. P. 1971. Allelochemics: chemical interaction between species. *Science*, 171: 757-770.

## SOME CURRENT PROBLEMS IN MARINE GENETICS

James L. Gooch  
Department of Biology  
Juniata College  
Huntingdon, Pennsylvania 16652

### INTRODUCTION AND BACKGROUND

There is a large and widely scattered literature on the development, morphology, physiology, and behavior of marine invertebrate larvae. Investigators have frequently noted intra- and interpopulation variability in these traits and have ascribed this variability, in part, to genetic differences. Although such oblique references to larval genetics are common, there are at present very few papers on larval genetics outside of the specialized literature of shellfish mariculture. I shall use the dearth of primary literature as license to broaden the scope of this review to general problems of marine genetics and dispersal.

The genomes of organisms have always been regarded as black boxes, and for good reason: one can study morphology if one has only the animal, physiology if one has the living animal, but genetics only if the animal will cross and reproduce in the laboratory. The few marine invertebrates with which controlled crossing has been achieved, such as Dr. Bruno Battaglia's *Tisbe*, have yielded much valuable information. Although there is no substitute for the genetic dissection of organisms by controlled crosses, linkage study, and karyotype analysis, much can be learned from allozyme studies of organisms. Allozymes are protein mobility variants on electrophoresis gels resulting from mutational alterations of the corresponding structural genes. Allozyme patterns are translatable into single-locus genotypes of individuals, and these in turn are pooled into the basic parameters of population genetics, the frequencies of genotypes and alleles in populations. Since the inception of allozyme studies over a decade ago, it has been possible to extract genotypes of up to about thirty protein loci from genome black boxes.

Larvae are prereproductive individuals by definition



and so are a step removed from the fundamental process of microevolution, the differential reproduction of phenotypes and correlated genotypes. This does not reduce their importance in adaptation and evolution. The unconscious supposition that a larva is only the unformed precursor to the adult organism, like the acorn to Aristotle's oak, will not stand examination. All stages of the life cycle are equally faced with adaptation to the immediate environment while simultaneously fulfilling functions that have adaptive meaning only to later stages. Thus, adults consume energy reserves in manufacturing gametes; and dispersing larvae experience mortality in locating substrates suitable for adult feeding, growth and reproduction. Species with planktotrophic larvae are temporally polymorphic, with the larval stages as the agents of dispersal and the adult as the reproductive stage. This functional division of the life cycle means that the unit processes of evolution act somewhat differently in larvae and in adults. The most important of these processes are recognized as (i) mutation, (ii) random drift, (iii) migration and gene flow, and (iv) natural selection.

(i). Larvae are not the progenitors of mutations except those occurring in the rudiments of germinal tissue, and they do not transmit mutations. However, the adaptability of a new mutation is first tested by the larvae, provided the mutant locus is functional at that stage.

(ii). Random drift varies inversely with population size, whereas the local population size of a species is usually at its peak shortly following reproduction. Dispersal and mortality may decrease the larval density so much that new habitats are colonized by a few individuals each. Aggregative tendencies of larvae or their attraction to specific habitats or conspecific adults oppose this attenuation. Small-scale colonization brings about drift by the *founder principle*, the random alteration of gene frequencies due to the sampling error arising in the founding of a small gene pool from one much larger. There will also be a loss of heterozygosity amounting to about the fraction  $\frac{1}{2}N_e$  during the foundation episode, where  $N_e$  is the number of effectively (and randomly) breeding colonists (Crow and Kimura, 1970).

(iii). Marine larvae are functionally analogous to plant propagules. They additionally may be self-sustaining (planktotrophic larvae) and exercise some choice of settling site. In dispersing animal species it is normally the young prereproductive animals that migrate (Wilson, 1975). This is undoubtedly an evolved response, since these individuals have the highest reproductive value. The reproductive value,  $\underline{v}_x$ , is the relative number of female

offspring that remain to be born to each female of age  $x$ , and is calculated from age-specific survivorship and fertility rates. The  $v_x$  in dispersing species would probably be at its highest in settling larvae which had already experienced the severest mortality, but had not yet begun reproduction.

(iv). Natural selection operates from the time of gamete formation until the  $v_x$  of survivors reaches zero. Through mortality, selection acts negatively, as a culling agent of phenotypes and genes. This is the only mode of selection in larvae, which can only be conservators of genes. Among surviving adults there will be variance in genetic adaptability which will result in variance in transmission of genes to the next generation. This more positive aspect of natural selection applies to genes but not to genotypes which are broken down into constituent genes and linkage groups in meiosis of dioecious and outcrossing monoecious organisms. On the other hand, much or all of the successful parental genotype can be passed on intact in asexual reproduction, thelytokous parthenogenesis, and self-fertilization.

On the whole, parthenogenesis and selfing are subsidiary to bisexuality in marine invertebrates (reviews of marine reproduction in Gardiner, 1971, and White, 1973). This means that the survival-tested parental genotypes are not conserved. From this fact it has been inferred that temporal variability of the parental environment makes it an uncertain predictor of reproductive success of offspring (Williams, 1975). A better strategy is to couple the variability generating feature of sexual reproduction to the dispersal capabilities of larval migration to maximize the number of habitats occupied and improve the match between some of the new genotypes and their environment. Many members of the fouling community, such as sponges, hydroids, bryozoans, and ascidians, employ a double strategy by which the original genotypes are extended spatially *in situ* by colony formation while long range colonization is by larvae resulting from sexual reproduction (Williams, 1975).

Mutation, drift, gene flow, and natural selection interact to effect evolutionary change. At the present time it is not known whether evolution is brought about principally by the cumulative changes at many independent loci, or by non-additive multi-locus epistatic effects. There is some evidence in vertebrates that changes at regulatory rather than structural loci are most significant in evolution (King and Wilson, 1975; Wilson, Maxson and Sarich, 1974). Operationally, population biologists assume that the unit process in evolution is a change in allele frequency at single loci. This level plus the investigation of

linkage or selective association of alleles at a few loci is all that can be handled in allozyme genetics studies. This is also the level of this review.

Mutation is too slow a process to figure importantly in short-term genetic studies of natural populations. Random drift, gene flow, and natural selection can be very important over single generations. The magnitude of drift is a function of population size and breeding structure, that of effective gene flow is a function of the proportion of migrants and genic differences between exchanging populations, and that of natural selection is a function of the fitness variance in the population (Fisher's fundamental theorem, 1930). The effects of genetic drift are to diminish genetic variability within populations (by  $\frac{1}{2N_e}$ /generation) and to genetically differentiate non-exchanging neighboring populations. Both effects are expressed by  $f$ , the inbreeding coefficient of a population and the variability of gene frequencies among subdivided populations. A measure of the latter calculatable in allozyme studies is the ratio of variance of allele frequencies among populations to the theoretical variance if all populations were fixed for one allele or another (Lewontin, 1974).

$$f = \frac{\sigma_p^2}{\bar{p}(1-\bar{p})}$$

$\bar{p}$  is the mean value of the frequency of  $p$  over populations.

Migration and gene flow reduce the rate of subdivision by drift. At equilibrium between migration and drift (Wright, 1940):

$$f = \frac{1}{1+4N_e\bar{m}}$$

where  $\bar{m}$  is the proportion of genes received each generation from an infinite pool of genes. Practically, this formula is difficult to use because  $N_e$  and  $\bar{m}$  are likely to be unknown. Originally Wright (1940) utilized this formula in his *island model* of migration, in which all "islands" or clusters of animals exchange genes equally with all others and the population size of each island is identical. These requirements are clearly unrealistic for marine larva. There is also a family of *continuous models* of migration and drift in which a single continuous population of constant standing density of 1-, 2-, or 3-dimensions is assumed, and *stepping-stone models*, which envision equal-sized population clusters strung out linearly or at nodes of a rectangular lattice exchanging migrants isotropically in one or more dimensions with adjacent populations only.



Variant models also include a long distance migration parameter. Kimura and Weiss (1964) give the following formula for gene frequency variance over populations in a 1-dimensional stepping-stone model, with  $m$  as short-distance migration and  $m_\infty$  as a lower rate of long-distance migration:

$$\sigma_p^2 = \frac{p(1-p)}{1 + 4N_e\sqrt{2m m_\infty}}$$

Natural populations will not, of course, be of equal size nor will migration be isotropic. Dimensionality will also not be a whole integer. The latter can be estimated by counting the number of populations within each concentric radius  $r$  from an initial population (Cavalli-Sforza and Bodmer, 1971). The number of populations will be independent of  $r$  in a 1-dimensional distribution, but will be an exponential function of  $r$  in multi-dimensional arrays. The number of dimensions will be the exponent of  $r$  plus 1. In the Parma Valley of northern Italy, the 2-dimensional model gives the best fit to village distributions of humans, but dimensionality is intermediate between 1 and 2 at high altitudes (Cavalli-Sforza and Bodmer, 1971). In the sea, dimensionality is doubtless greater on the continental shelf than in narrow estuaries like Chesapeake Bay. In stepping-stone models genetic correlation falls off with distance least rapidly in the 3-dimensional distribution and most rapidly in the 1-dimensional distribution.

The migration formulas make too many simplifying assumptions to be helpful to marine biologists, except in a general way. They do have potential utility. Of the parameters  $p$ ,  $\bar{p}$ ,  $N_e$ , and  $m$ ,  $p$  and  $\bar{p}$  can be routinely determined for several loci by allozyme electrophoresis. It should be possible to approximate  $N_e$  in some cases, leaving  $m$ , the proportion of migrants, determinable from the amount of genetic differentiation among populations. However, the assumption must be made that natural selection has no effect on gene frequencies, and this assumption is presently unwarranted.

If allozyme alleles are alike in adaptive value they are selectively neutral. Their utility in population studies would then be as neutral markers for the action of drift and migration. If they are unlike in adaptive value they will be selectively discriminated by the environment and they lose much of their value as markers. For example, an allele that has a uniformly high adaptive value over several populations will resist drift, and the variance of gene frequency over the populations will be smaller than the  $N_e$  would predict. On the other hand, if

the adaptive value of the allele is highly variable among populations, rapid genic differentiation will result, mimicing the effects of rapid drift and low migration rate. Since drift and migration inevitably affect all loci of the genome at which gene frequencies differ, while selection may act differently locus-by-locus, it is occasionally feasible to determine if selection is operating or not. Nevertheless, the usefulness of polymorphic allozyme loci would be greatly clarified if it was known whether most alleles were neutral or selected. There is a burgeoning literature on neutralist versus selectionist interpretations of allozyme polymorphisms, and it would be inappropriate to pursue this subject here. Most field and experimental evolutionists are selectionists by inclination and they have assembled considerable evidence for genetic patterns in nature that support their view.

#### MEASURES OF GENETIC DISTANCE AND SIMILARITY

When two populations are compared at an allozyme locus, they may show any amount of genetic difference. Statistically non-significant differences in allele frequencies indicate, of course, no detectable differentiation. Higher levels of differentiation are indicated by: (1) identical alleles present, but at significantly different frequencies; (2) partially non-overlapping suites of alleles present; and (3) no alleles in common. Several coefficients or indices of genetic distance have been formulated to express differentiation usually on a numerical scale from one to zero. Of the commonly used coefficients two, those of Rogers (1972) and Nei (1972), utilized allele frequencies and one, that of Hedrick (1971), is based on genotype frequencies. Allele frequencies are more appropriate for estimating evolutionary distance (as predicated on shifts in frequency and substitution of alleles) within and between taxa. Genotype frequencies better reflect actual gene distributions over an area, and additionally take into account the breeding structures of the populations. For example, all indices work well for loci in Hardy-Weinberg equilibrium for which their mutual correlation coefficients are high (about 0.97; Hedrick, 1975), but only the Hedrick index is sensitive to departures from the H-W equilibrium, indicating possible inbreeding or migration. The Hedrick index, by way of example, is given below:

$$I_{x \cdot y} = \frac{\sum_{j=1}^n p_{j \cdot x} p_{j \cdot y}}{\frac{1}{2} (\sum_{j=1}^n p_{j \cdot x}^2 + \sum_{j=1}^n p_{j \cdot y}^2)}$$

$P_{j \cdot x}$  is the frequency of the  $j$ th genotype in population  $x$ , and the number of genotypes is  $n$ .

Indices of genetic similarity are usually presented in a  $N \times N$  matrix. Generally the indices of all polymorphic loci, or even monomorphic loci, are pooled to give the best estimates of genetic distance. As Hedrick (1975) points out, this procedure loses much information because patterns of different loci are often discordant over the same geographic range.

#### THE RELATION OF ALLOZYME AND PHENETIC DIFFERENTIATION

Surveys of 15-30 protein loci have been completed in dozens of vertebrate and invertebrate species in order to obtain estimates of genetic variability. At the present time the most comprehensively examined groups are man and the other primates, small rodents, some salamanders and lizards, and species of *Drosophila*. Among marine invertebrates, *Mytilus* (Boyer, 1974; Koehn and Mitton, 1972; Levinton, 1973 and several studies pending; Milkman and Beaty, 1970; Mitton, Koehn, and Prout, 1973), and to a lesser extent *Littorina* (Berger, 1973; Gaines, Caldwell and Vivas, 1974; Snyder and Gooch, 1973), the ectoproct *Schizoporella* (Gooch and Schopf, 1970; Gooch and Schopf, 1971; Schopf, 1973) and the polychaete *Capitella* (Grassle and Grassle, 1974) are best characterized.

The proportion of polymorphic allozyme loci in invertebrate populations ranges between 25 to 75 percent (Avice, 1974). *Drosophila* studies weight these estimates heavily, but they are probably substantially correct for marine invertebrates. Range-restricted small populations cut off from gene flow and probably inbred show lower levels of genetic variability (Avice and Selander, 1971; Webster, Selander and Yang, 1972). Other generalizations for invertebrate genetic patterns are that monomorphic populations are usually fixed for the same allele throughout the species range, and that variance in allele frequencies over populations tends to be lower in invertebrates than in vertebrates (Avice, 1974). Acceptance of these conclusions should be tempered by the realization that most geneticists regard *Drosophila* as the "typical" invertebrate and extrapolate accordingly.

Avice (1974) also tabulates average values of Rogers' coefficient of genetic similarity of conspecific and congeneric populations for 11 genera of vertebrates and 1 of invertebrates (*Drosophila*). Coefficients range between .75 and .98 for conspecific populations and .21 and .84 for congeneric populations. Clearly there is general



parallelism between allozyme genetic distance and degree of separation based on phenetic or breeding criteria. Nevertheless, there is no one value that indicates the threshold of speciation, and the conspecific and congeneric indices do overlap somewhat.

If indices of genetic distance regularly correlated with phenetic differentiation allozyme methods could be used with confidence in studies of evolution and taxonomy. In the *Drosophila willistoni* complex of species, allozyme differences have served to distinguish sibling species (Ayala and Powell, 1972; Ayala and Tracy, 1973). The ectoparoct *Bugula stononifera*, *B. simplex*, and *B. turrita* from Cape Cod, Massachusetts (Gooch and Schopf, 1970, and unpublished) show moderate phenetic differences, but their protein patterns of esterase, and malate dehydrogenase gels are quite unlike (Fig. 1). In these examples genetic differentiation at the protein loci exceeds phenetic differentiation.

Protein patterns for the species pair of wharf crabs *Sesarma cinereum* and *S. reticulatum* at 10 loci generally show small mobility differences, indicating that at the majority of loci the two species are fixed or segregating for different alleles at homologous loci (Fig. 1). A few alleles are shared by the species (Gooch, submitted for publication). Here, small phenetic differences are paralleled by approximately equivalent genetic differences.

Several recent studies have shown that phenetic differentiation can also greatly outstrip genetic differentiation. M. S. Johnson (1975) investigated allozyme variation in 3 species of fish of the genus *Menidia* (Teleostei, atherinidae), *Menidia menidia*, *M. beryllina* and *M. peninsulae* along an extensive Atlantic Coast transect of North America. At least 2 of the 3 species are sympatric over much of the range between New England and Texas, and the author tested for concordant variation to salinity and temperature gradients. To summarize a good deal of complex data, alleles at some loci in some species comparisons varied concordantly but most did not. More to the immediate point, *M. menidia* is quite variable phenetically over the transect, but there is much less genetic variation. *M. beryllina*, on the other hand, is more variable in allozyme frequencies than phenetically. Protein genetic differences cannot be used as a reliable predictor of phenetic differences in the genus.

More striking is the study of B. J. Turner (1974) on 5 species of the genus *Cyprinodon* (pupfish) inhabiting mostly disjunct streams and lakes of widely varying temperature and salinity of eastern California desert basins. The species of pupfish are all readily distinguishable in meristic and quantitative traits, dentition and behavior.

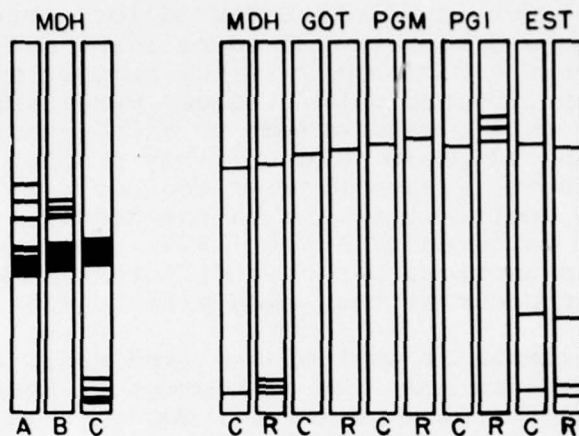


Fig. 1. Typical enzyme mobility patterns for congeneric species. Malate dehydrogenase (MDH) patterns are composed of similar elements with strikingly different mobilities in the Bryozoans *Bugula stolonifera* (A), *B. turrita* (B), and *B. simplex* (C). The brachyuran crabs *Sesarma cinereum* (C) and *S. reticulatum* (R) differ only slightly in mobility at malate dehydrogenase (MDH), glutamate oxaloacetate transaminase (GOT), phosphoglucumutase (PGM), phosphoglucose isomerase (PGI), and esterase (EST) loci.

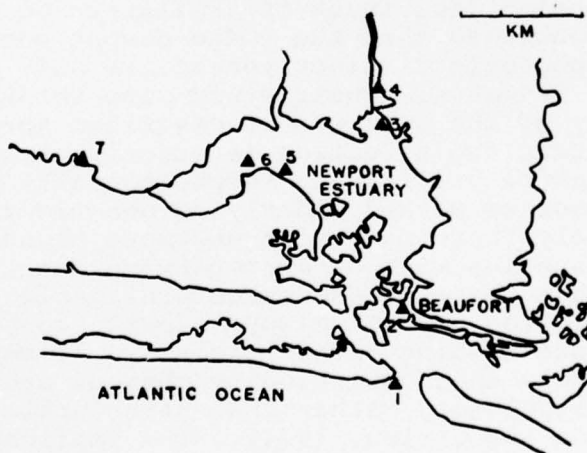


Fig. 2. The *Balanus* transect from Fort Macon to the Newport River near Beaufort, North Carolina. Localities are given in Table 2.

Protein phenotypes for 31-38 inferred loci were determined in all species and many proved to be identical. The indices of genetic similarity in the species matrix ranged between .808 and .968; indices were simply a proportionality of allele-divergent to allele-same comparisons, which should yield values fairly similar to those of the Rogers' index, (Yang, Wheeler and Bock, 1972). These interspecific coefficients are in the middle of the intra-species range as given by Avise (1974), and again show that range disjunction, phenetic differentiation, and speciation can occur without much differentiation at protein loci.

A last example is that of the land snail of the genus *Cerion* investigated near the settlement of Pongo Carpet on Great Abaco in the Bahamas (Gould, Woodruff and Martin, 1974). *Cerion* is famous for its extreme phenetic diversity on islands of the West Indies. It seemingly has undergone, as Gould, *et al.* put it, "protean speciation", with over 300 species reported from the Bahama Islands alone (Clench, 1957). An undescribed population isolate of snails near Pongo Carpet was phenetically quite different from *C. bendalli* over a kilometer distant. It initially seemed deserving of specific status. When subjected to complex multivariate analysis of 19 morphological attributes of the shell and to an electrophoretic comparison of 18 protein loci, no sharp differentiation was found. The morphometric study revealed an essentially clinal gradient of characters, and the genetic data gave evidence of virtually no differentiation (Nei index of similarity of 0.98-0.99). The authors concluded that the Pongo Carpet population, in spite of its phenetic distinctiveness, is only a geographic variant of *C. bendalli*. Their study also throws doubt on the legitimacy of the hundreds of described species in this genus. Here the situation is exactly opposite of that in *Drosophila willistoni*; morphologically sibling species may possess marked underlying genetic differences, while conversely there may exist enormous phenetic diversity in some species without accompanying genetic differentiation. That phenetic and structural genic evolution and even speciation are not always closely coupled is an important recent finding of geneticists. It seems increasingly likely that evolutionary changes are mediated primarily by regulatory rather than structural loci (Wilson, Maxson and Sarich, 1974). The implication for marine genetics is that the Mendelizing and biochemically-detected genes, which are the experimental basis of the entire evolutionary literature, this review included, may be of only secondary importance in adaptation and evolution.



## GENETICS OF INVERTEBRATE LARVAE

The extension of protein genetics to larvae would be of considerable interest. It would then be possible to utilize particular alleles as tags or markers of populations, and to follow cohorts of maturing individuals for systematic shifts in allele frequency that would indicate the operation of natural selection. As was stated earlier, allozyme alleles should best serve as population markers if they were adaptively neutral; differences between populations would then give information about the amount of migration. If adaptive values of genotypes vary geographically natural selection might give rise to discontinuities or clines between populations that would otherwise be ascribed to low gene flow.

One study of the American eel, *Anguilla rostrata*, does suggest that selection can appreciably alter allele frequencies within a single generation (Williams, Koehn, and Mitton, 1973). This species breeds over a small oceanic area and the leptocephalus larvae are current-dispersed to the American coast from northern South America to the Arctic. Larvae subsequently metamorphose into elvers which then enter estuaries and coastal streams. Adults return to pool their gametes in the same circumscribed area, and it is thought that larvae are unable to navigate to specific coastal localities. Five polymorphic loci were investigated, mainly in young elvers, in populations from Newfoundland to Florida. Four loci showed significant geographic differences in allele frequency, 3 clinal latitudinally, and one varying unsystematically. The most common allele at a phosphohexose isomerase locus (PHI), for example, varied in frequency by about 0.15 over the transect. An investigator knowing nothing of the life cycle of *Anguilla* might suppose that the PHI cline was an artifact of isolation by distance or perhaps was established selectively over a long period in response to the latitudinal shift of environment. If the life-cycle of the eel is correctly understood, however, genetic differentiation must be due to selection over each single generation. Selection may operate primarily on larval genotypes during the long migration to the coast rather than *in situ* among elvers and adults; evidence on this point is lacking.

The blue mussel, *Mytilus edulis*, has proved to be a good research subject. Relevant papers were cited in an earlier section. Dr. Jeffrey Levinton is the reigning mytilid expert and he will report his findings concerning eco-genetic strategies of bivalve species under different levels of environmental heterogeneity at this workshop. I shall briefly review the recent work of J. F. Boyer (1974)

on size-dependent variation at the LAP (Leucine aminopeptidase) locus in populations of *M. edulis* on Cape Cod. This species segregates for three LAP alleles, S, M, and F (slow, middle and fast mobilities on gels) throughout its range from Nova Scotia to North Carolina. Allele frequencies are known to vary appreciably from Long Island to north of Cape Cod. Boyer sampled large populations of mussels of different size classes from the mouths and intermediate and upstream sites of 2 tidal streams and obtained allele frequencies at the LAP locus. Here there are no direct data of larval allele frequencies; but frequencies can be followed in small (presumably young where environmental severity can be discounted) to large (old) adults in the same locality. Allele frequencies of recently-settled individuals should reflect parental allele frequencies after subsequent modification by selection in the larvae, and those of old individuals should record the selective adjustment to the local site. Since larval dispersal is considerable, most settlers will not have been recruited locally and may not be well matched genetically to local conditions, thus accentuating the chances of finding (1) size-specific shifts in allele frequencies, and (2) deviations from the H-W equilibrium as particular genotypes drop out. The frequency of S proves to be homogeneous over all populations in mussels smaller than 25 mm. There is increasing heterogeneity of larger size, however, with both streams showing a clinal decrease in S upstream in larger individuals. Both stream mouth populations show increase in S and both upstream populations decrease in S with increasing mussel size. Natural selection is clearly operating although it is impossible to determine whether a specific locus is selected or an entire linked group of genes in a one-locus study. All population samples and size distributions show significant deficiencies of heterozygotes (SM, SF, MF). This may indicate inbreeding or it may be due to mixing of genetically distinct larval populations.

A direct study of larval genetics was made on the xanthid crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gooch, recently submitted for publication). This small estuarine crab sheds its larvae into the water which then undergo 4 zoeal and a megalops stage before metamorphosing into adults. Its geographic range is enormous, extending from New Brunswick south to the Gulf of Mexico and possibly to Brazil, with populations also reported from California and the Baltic Sea (literature summarized by Costlow, Bookhout and Monroe, 1966). Zoea, megalops, and adult stages were obtained from 3 stations between Maine and North Carolina and were electrophoresed and stained for 16 protein systems. Third and fourth instar zoea and

megalops were run individually according to standard procedures, but in miniature: starch ribbons 2 mm thick and 10 cm long were utilized, and samples were applied to 1 mm square pieces of Whatman #1 filter paper.

The investigation was undertaken to help clarify three problems: (1) the technical feasibility of allozyme studies of invertebrate larvae; (2) the differences, if any, in protein patterns of larval and adult stages; and (3) the possible differences in allele frequencies among latitudinally separated populations. In answer to (1) above, 6 stain systems yielded well-resolved bands in zoeae, 7 systems in megalopa, and 10 in adults. Based on this experience I believe that organisms down to about 0.5 mm in diameter can be used successfully in allozyme studies with only slight modification of usual methodology. No doubt the threshold can be lowered if special micro-methods are employed. Enzyme systems that commonly stain well in small tissue samples of animals of a variety of phyla are phosphohexose isomerase, NAD-dependent malate dehydrogenase, esterases, phosphoglucumutase, leucine-aminopeptidase, and (snake-venom requiring) peptidase.

Band patterns were also identical in larval and adult *R. harrisi*, except that some low-assay systems in adults could not be discerned in larvae. This result is somewhat surprising, since the genes functional in adults might be different from those in larvae. If this identity is generally true of invertebrates, it holds promise that larvae taken in plankton hauls might be identifiable to species by their band patterns.

Except for a polymorphism at the peptidase locus in the intermediate Chesapeake Bay population, all of the loci proved to be monomorphic for the same allele throughout the transect. Therefore, almost no genetic differentiation was discovered, and any index of genetic similarity based on the 10 loci would be near 1.00. It would be interesting to discover if monomorphism and genetic uniformity prevails over the larger range of *R. harrisi*, but this has not been attempted.

#### GENETIC-GEOGRAPHIC PATTERNS IN MARINE SPECIES

The plotting of allele frequencies of population samples over a transect, as for coastal or estuarine species, or on a 3-dimensional map, as for terrestrial or oceanic species, will usually reveal a geographic pattern. Allele frequencies may be relatively homogeneous regionally, show more or less consistent clinal trends, or reveal sharp discontinuities. Either natural selection or



some combination of drift and migration can be made to account for any pattern (Lewontin, 1973). A cline, for example, can represent genetic adjustment to a gradient of shifting adaptive values or it can be a diffusion path between genetically contrasting populations. Geographic patterns cannot be more than *prima facie* evidence for selection unless the correlation between allele frequency and identifiable environmental parameter is extraordinarily close, or unless selection can be shown to be operative in a laboratory analog of the natural environment.

Drift and inbreeding promote population subdivision, and migration and gene flow retard subdivision. This will be true whatever the effects of natural selection, and so freely-exchanging populations will normally be more genetically homogeneous than those with weak powers of dispersal. Allozyme work to date suggests that good dispersers such as invertebrate species with planktotrophic larvae, are less genetically differentiated over large distances than those lacking effective means of dispersal (review in Gooch, 1974). Dr. Scheltema's work on trans-oceanic migration in molluscan larvae (1971) has this import also.

An example of a species that appears to be genetically homogeneous over a long coastal transect is the mud snail, *Nassarius obsoletus*. Adults of this species occur abundantly on intertidal flats of the Atlantic Coast of North America. There is a planktonic larva stage of perhaps two weeks or longer, depending on water temperature and suitability of substrate (Scheltema, 1961; 1965). Snails collected in 1969 and 1970 proved to be very similar in allele frequencies at a malate dehydrogenase and a non-specific protein locus in a transect of about 1000 km from Cape Cod, Massachusetts to Beaufort, North Carolina (Gooch, Blake and Knupp, 1972). The Hedrick index of genetic similarity was between .87 and .99 in all comparisons (Snyder and Gooch, 1973). The terminal points and one intermediate locality were recollected in 1972 and two new polymorphic loci, isocitrate dehydrogenase and peptidase, were scored. The allele frequencies of the 4 loci are given in Table 1 (Snyder and Gooch, 1973, and unpublished data). Borderline significant variation exists in some inter-population comparisons, but, on the whole, allele frequencies are only weakly differentiated.

Genetic homogeneity at polymorphic loci may be maintained by uniformly acting selection involving some kind of net heterozygote superiority (so that one allele does not go to fixation) or by migration. The selection hypothesis becomes less tenable as the environments of the populations become more highly differentiated. In the case of *N. obsoletus*, snails throughout the transect

Table 1.

Allele frequencies at isocitrate dehydrogenase (IDH), lactate dehydrogenase (LDH), peptidase (PEP), and nonspecific protein (PT) loci in *Nassarius obsoletus*. The localities are Woods Hole, Massachusetts, Assateague, Maryland, and Beaufort, North Carolina. Alleles are symbolized by letters in order of increasing anodal mobility of their products.

| Locus, allele,<br>and sample<br>size |   | Woods Hole  | Assateague  | Beaufort    |
|--------------------------------------|---|-------------|-------------|-------------|
| <u>IDH</u>                           | N | (50)        | (42)        | (80)        |
| <u>a</u>                             |   | .760        | .762        | .894        |
| <u>b</u>                             |   | <u>.240</u> | <u>.238</u> | <u>.106</u> |
| <u>LDH</u>                           |   | (50)        | (47)        | (77)        |
| <u>a</u>                             |   | .550        | .574        | .519        |
| <u>b</u>                             |   | .450        | .426        | .461        |
| <u>c+d</u>                           |   | <u>.000</u> | <u>.000</u> | <u>.020</u> |
| <u>PEP</u>                           |   | (49)        | (44)        | (80)        |
| <u>a</u>                             |   | .041        | .057        | .119        |
| <u>b</u>                             |   | .245        | .148        | .237        |
| <u>c</u>                             |   | .398        | .557        | .388        |
| <u>d</u>                             |   | .245        | .091        | .206        |
| <u>e+f</u>                           |   | <u>.071</u> | <u>.147</u> | <u>.050</u> |
| <u>PT</u>                            |   | (33)        | (47)        | (76)        |
| <u>a</u>                             |   | .697        | .660        | .730        |
| <u>b</u>                             |   | .303        | .340        | .263        |
| <u>c</u>                             |   | <u>.000</u> | <u>.000</u> | <u>.007</u> |

encounter a similar environmental range, though with lower temperatures at all seasons in the north. It is probable that the alleles at the four sampled loci are insufficiently discriminated by selection to overcome the homogenizing effects of migration.

During the summer of 1973 my student, Mr. Douglas Baker, conducted a survey of allele frequencies at two loci in each of the cirripede species, *Balanus amphitrite* *amphitrite*, *Balanus eburneus*, and *Balanus improvisus* from the Beaufort Inlet to the head of the Newport River estuary in North Carolina. This transect is only about 18 km long, but the environment varies from nearly normal marine at Beaufort Inlet, with relatively constant salinity and seasonal variability in temperature, to widely fluctuating estuarine conditions at the head of the Newport River. In 1956, for example, salinity varied from 0.6 to 33.4‰ at Cross Rock, which is station 5 of Figure 2, and the temperature varied from below 5° C to above 30° C there (Wells, 1961). This range of conditions is comparable to that encountered by *Nassarius obsoletus* over its much longer transect. In amplitude of short-term fluctuation, it greatly exceeds that of the snail.

The three species *B. amphitrite* *amphitrite*, *B. eburneus* and *B. improvisus* are adapted to increasingly estuarine conditions in the order above, and they have overlapping distributions in the Newport River estuary. *B. amphitrite* *amphitrite* is dominant at the Beaufort Inlet, and only *B. improvisus* exists in the Newport River proper (station 7). Phosphohexose isomerase and malate dehydrogenase polymorphic loci were surveyed in the three species in an effort to find systematic changes in allele frequencies or differences in amount of genic variability along the transect. Table 2 summarizes the data. First, inspection shows little if any genetic differentiation for any species over the stations. Second, the alleles, a - d, which are probably homologous based on the rank order and comparative mobilities of their enzyme products, have very similar frequencies in all three species. *B. amphitrite* *amphitrite* a,b, and c MDH alleles at Beaufort Inlet are in the proportion 0:1.00:0. In *B. eburneus* in the Newport River at less than 1‰ salinity, alleles a,b, and c are proportionally 0:.80:.20. In other words, genetic homogeneity obtains not only within species but also to some degree (Table 2) between species over an environmentally differentiated transect.

The nauplius larvae of barnacles are very abundant throughout the Newport River estuary (Austin Williams, pers. comm.). It is probable that migration is extensive and that local populations are recruited from larvae of highly mixed provenance. If each species is regarded



Table 2.

Allele frequencies along the Beaufort Inlet - Newport River transect in 3 species of *Balanus*. Loci are phosphohexose isomerase (PHI) and malate dehydrogenase (MDH). Data not available for *B. improvisus* PHI. Localities are (1) Beaufort Inlet at Fort Macon, (2) Pivers Island, (3) Core Creek, (4) Intracoastal Waterway, (5) Cross Rock, (6) Preacher Point, (7) Newport River, proper.

| Species, locus<br>allele and<br>sample size (N) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Neuse R. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|----------|
|---|---|---|---|---|---|---|---|----------|

*B. amphitrite*  
*amphitrite*

|              |   |       |      |      |      |       |  |  |
|--------------|---|-------|------|------|------|-------|--|--|
| <u>PHI</u>   | N | (60)  | (63) | (50) | (52) | (32)  |  |  |
| <u>a + b</u> |   | .025  | .079 | .130 | .038 | .047  |  |  |
| <u>c</u>     |   | .900  | .873 | .830 | .875 | .922  |  |  |
| <u>d</u>     |   | .075  | .048 | .040 | .087 | .031  |  |  |
| <u>MDH</u>   |   | (46)  | (63) | (50) | (52) | (31)  |  |  |
| <u>a</u>     |   | 0     | .016 | .020 | .029 | 0     |  |  |
| <u>b</u>     |   | 1.000 | .984 | .980 | .971 | 1.000 |  |  |
| <u>c</u>     |   | 0     | 0    | 0    | 0    | 0     |  |  |

*B. eburneus*

|              |      |      |      |      |      |
|--------------|------|------|------|------|------|
| <u>PHI</u>   | (78) | (52) | (51) | (54) | (61) |
| <u>a + b</u> | .019 | .020 | .019 | .065 | .074 |
| <u>c</u>     | .930 | .913 | .912 | .889 | .910 |
| <u>d</u>     | .051 | .067 | .069 | .046 | .016 |
| <u>MDH</u>   | (81) | (50) | (52) | (61) | (58) |
| <u>a</u>     | .030 | .160 | .096 | .123 | .164 |
| <u>b</u>     | .908 | .840 | .904 | .860 | .836 |
| <u>c</u>     | .012 | 0    | 0    | .017 | 0    |

*B. improvisus*

|            |      |      |      |
|------------|------|------|------|
| <u>MDH</u> | (58) | (39) | (34) |
| <u>a</u>   | .026 | 0    | .029 |
| <u>b</u>   | .974 | .796 | .824 |
| <u>c</u>   | 0    | .204 | .147 |

individually, the reasonable interpretation of these findings is that migration is of sufficient magnitude to overwhelm the differentiating action of natural selection. Thus, the estuary might be conceived as a small universe conforming to Wright's island model with a particularly high value of  $m$ . This may be the case, and if so, the results for *Balanus* are more convincing evidence for the prevention of genetic differentiation by migration in the face of an environmental gradient than that for *Nassarius obsoletus*.

However, if the similarity of frequencies of mobility-order alleles in the three species is not just a remarkable coincidence, it indicates that natural selection must be operative. The only mechanism that can maintain genetic uniformity across species is selection in which homologous alleles have similar adaptive values regardless of the species. Koehn and Mitton (1972) found evidence of similar parallelism in frequencies of inferred homologous LAP alleles in *Mytilus edulis* and *Modiolus demissus* on Long Island. The consequence of this interpretation for the barnacles is that the alleles are maintained by natural selection, but the differences in turbidity, pH, temperature and salinity do not affect their adaptive values. This inference is based solely on the genetic-geographic pattern, and is thus more suggestive than conclusive. It does point out the kind of interesting problems that genetic studies of marine invertebrates are bringing to light.

The areal genetic homogeneity of *Nassarius* and *Balanus* does not appear to be typical of marine invertebrates. Most studies have revealed geographic differentiation of allele frequencies (e.g., the citations previously made on *Mytilus*, *Littorina*, *Schizoporella* and *Capitella*). The literature to date, however, suggests that genetic divergence is rarely very great in marine invertebrates. Typical is the investigation of the mangrove periwinkle, *Littorina angulifera*, from mangrove islands off southern Florida (Gaines, 1974). Allele frequencies at an esterase locus from 20 island populations of snails were statistically non-homogeneous (range of most common allele 0.66-0.87). The populations could best be described as modestly subdivided genetically, without evidence of increasing subdivision with distance except along a gradual latitudinal cline. As usual, the geographic pattern itself provides little clue to the importance of selection, drift, or migration in its establishment. Also as usual, the amount of genetic heterogeneity over distance is rather small. The literature to date provides very few examples of strong genetic-geographic differentiation, reflecting probably the

comparative homogeneity and high dimensionality of the sea.

#### SUMMARY

The major points of this paper can be summarized in a few statements:

1. Population genetics provides a theoretical framework for marine genetics. Its mathematical models of population subdivision and migration apply in a general way to marine situations.
2. The fundamental parameters of population genetics, allele and genotype frequencies, are obtained rather easily in allozyme-electrophoresis studies. Allozymes can be scored in organisms at least as small as crustacean larvae. The ecological genetics of a few invertebrate genera, particularly *Mytilus*, is being actively pursued.
3. A convenient means of quantifying genetic differences is by means of indices of genetic distance. Evidence to date shows that indices are usually lower congenerically than conspecifically. This rule is not trustworthy in specific instances, and there is no simple relationship between genetic distance and phenetic differentiation.
4. Any genetic-geographic pattern can be produced by some model of interaction between natural selection, genetic drift and migration. Some studies of marine invertebrates provide strong circumstantial evidence for natural selection. Most species of marine invertebrates appear to be weakly differentiated genetically over wide areas.



## REFERENCES

- Avise, J. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.*, 23: 465-481.
- Avise, J. C., and Selander, R. K. 1972. Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution*, 26: 1-19.
- Ayala, F. J., and Powell, J. R. 1972. Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 69: 1094-1096.
- Ayala, F. J., and Tracey, M. L. 1973. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. VIII. Genetic differentiation and reproductive isolation between two subspecies. *J. Heredity*, 64: 120-124.
- Berger, E. M. 1973. Gene-enzyme variation in three sympatric species of *Littorina*. *Biol. Bull.*, 145: 83-90.
- Boyer, J. F. 1974. Clinal and size-dependent variation at the LAP locus in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 147: 535-549.
- Cavalli-Sforza, L. L., and Bodmer, W. F. 1971. *The Genetics of Human Populations*. San Francisco: Freeman Co.
- Clench, W. J. 1957. A catalogue of the Cerionidae (Mollusca-Polmonata). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 116: 121-169.
- Costlow, J. D., Bookhout, C. G., and Monroe, R. J. 1966. Studies on the larval development of the crab *Rhinthropanopeus harrisii* (Gould). I. The effect of salinity and temperature on larval development. *Physiol. Zool.*, 39: 81-100.
- Crow, J. F., and Kimura, M. 1970. *An Introduction to Population Genetic Theory*. New York: Harper and Row.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon Press.
- Gaines, M. S., Caldwell, J., and Vivas, A. M. 1974. Genetic variation in the mangrove periwinkle *Littorina angulifera*. *Mar. Biol.*, 27: 327-332.

- Gardiner, M. S. 1972. *The Biology of Invertebrates*. New York: McGraw-Hill.
- Gooch, J. L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. *Marine Biology* II, Part I, pp. 349-409, ed. by O. Kinne. New York: Wiley-Interscience.
- Gooch, J. L. 1975. Allozyme genetics of life cycle stages of Brachyurans. Submitted for publication.
- Gooch, J. L., Smith, B. S., and Knupp, D. 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biol. Bull.*, 142: 36-48.
- Gooch, J. L., and Schopf, T. J. M. 1970. Population genetics of marine species of the phylum Ectoprocta. *Biol. Bull.*, 138: 138-156.
- Gooch, J. L., and Schopf, T. J. M. 1971. Genetic variation in the marine ectoproct *Schizoporella errata*. *Biol. Bull.*, 141: 235-246.
- Gould, S. J., Woodruff, D. S., and Martin, J. P. 1974. Genetics and morphometrics of *Cerion* at Pongo Carpet: a new systematic approach to this enigmatic land snail. *Syst. Zool.*, 23: 518-535.
- Grassle, J. F. and Grassle, J. P. 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *Jour. Mar. Res.*, 32: 253-284.
- Hedrick, P. W. 1975. Genetic similarity and distance: comments and comparisons. *Evolution*, 29: 362-366.
- Hedrick, P. W. 1971. A new approach to measuring genetic similarity. *Evolution*, 25: 276-280.
- Hetrick, S. W. and Gooch, J. L. 1973. Genetic variation in populations of the freshwater amphipod *Gammarus minus* (Say) in the Central Appalachians. *Natl. Speleol. Soc. Bull.*, 35: 17-18.
- Johnson, M. S. 1975. Comparative geographic variation in *Menidia*. *Evolution*, 28: 607-618.
- Kimura, M., and Weiss, G. H. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 47: 561-576.

- King, M., and Wilson, A. C. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science*, 188: 107-116.
- Koehn, R. K. and Mitton, J. B. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and adaptive strategy at an enzyme locus. *Amer. Nat.*, 106: 47-56.
- Levinton, J. 1973. Genetic variation in a gradient of environmental variability: Marine Bivalva (Mollusca). *Science*, 180: 75-76.
- Lewontin, R. C. 1973. Population genetics. *Ann. Rev. Genetics*, 7: 1-17.
- Milkman, R., and Beaty, L. D. 1970. Large-scale electrophoretic studies of allele variation in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 139: 430.
- Mitton, J. B., Koehn, R. K., and Prout, T. 1973. Population genetics of marine pelecypods. III. Epistasis between functionally related isoenzymes of *Mytilus edulis*. *Genetics*, 73: 487-496.
- Nei, H. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.*, 106: 283-292.
- Rogers, J. S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII*. Univ. Texas Publ. 7213: 145-153.
- Scheltema, R. S. 1961.. Metamorphosis of the veliger larvae of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda) in response to bottom sediment. *Biol. Bull.*, 120: 92-109.
- Scheltema, R. S. 1965. The relationship of salinity to larval survival and development in *Nassarius obsoletus* (Gastropoda). *Biol. Bull.*, 129: 340-354.
- Scheltema, R. S. 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284-322.
- Schopf, T. J. M. 1973. Survey of genetic differentiation in a coastal zone invertebrate: the ectoprocot *Schizoporella errata*. *Biol. Bull.*, 145: 78-87.
- Snyder, T., and Gooch, J. L. 1973. Genetic differentiation in *Littorina saxatilis* (Gastropoda). *Mar. Biol.*, 22: 177-182.



- Turner, B. J. Genetic divergence of Death Valley pupfish species: biochemical versus morphological evidence. *Evolution*, 28: 281-294.
- Webster, T. P., Selander, R. K., and Yang, S. Y. 1972. Genetic variability and similarity in the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution*, 26: 523-535.
- Wells, H. W. 1961. The fauna of oyster beds, with special reference to the salinity factor. *Ecol. Monog.*, 31: 239-263.
- White, M. J. D. 1973. *Animal Cytology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Williams, G. C., Koehn, R. K., and Mitton, J. B. 1973. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Evolution*, 27: 192-204.
- Wilson, A. C., Maxson, L. R., and Sarich, V. M. 1974. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 71: 2843-2847.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Wright, S. 1940. Breeding structure of population in relation to speciation. *Amer. Nat.*, 232-248.
- Wright, S. 1949. Population structure and evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 93: 471-478.
- Yang, S. Y., Wheeler, L. L., and Bock, I. R. 1972. Isozyme variation and phylogenetic relationships in the *Drosophila bipectinata* species complex. *Studies in Genetics VII*. Univ. Texas Publ. 7213: 213-227.

## MIGRATION, SELECTION AND GENETIC DIFFERENTIATION IN MUSSELS

J.S. Levinton  
Department of Ecology and Evolution  
State University of New York  
Stony Brook, New York 11794

The relationship of migration and selection to the genetics of marine invertebrate populations is a fundamental problem in the understanding of the adaptive significance of modes of dispersal and the evolutionary potential of genetic variability within species. I have studied the mussel *Mytilus californianus*, and determined magnitudes of geographic differentiation at several geographic scales. I have also determined the nature of microgeographic variation within the tidal zone and the dynamics of selective mortality within this zone. Two enzyme encoding loci have been identified and employed in this study with the aid of horizontal starch gel electrophoresis (leucine aminopeptidase, E.C. 3.4.1.1 and Glucose phosphate isomerase, E.C. 5.3.1.9).

Four sets of samples were taken over four scales of geography: Santa Barbara, California, to Torch Bay, Alaska ( $10^4$  km); Cape Flattery, Washington, to San Juan Island, Washington ( $10^2$  km); within Tatoosh Island, Washington (1 km - over the entire tide zone); and at a single locality ( $10^{-2}$  km - the same tidal height). Differences between samples are as great within Tatoosh Island samples as from Santa Barbara to Alaska. This suggests that the uniform environment of the western coastal waters of North America exerts little selective thermal gradient and that isolation by distance is probably not important in the magnitudes of genetic differentiation observed. Over the same latitudinal range, the blue mussel, *Mytilus edulis*, shows much greater geographic differentiation of the east coast of North America, reflecting the stronger thermal gradient.

The nature of the selective processes at work is indicated by many correlations of allele frequencies and genotypic frequencies with eighth above mean low water. These differences are in turn correlated with size of individuals within the population (smaller adults are found in the upper intertidal zone). At the Leucine

aminopeptidase locus studied, different genotypes were found to have differing size-frequency distributions; providing a direct means by which size-specific selection could exert changes in gene frequencies in populations through physiological shock and size-selective predation. Studies of spatfalls in successive years show that gene frequencies do not change and are selectively adapted to local environments, and that selective mortality occurs at enzyme loci between the recently settled juveniles and adults.

These studies suggest that selection maintains enzyme polymorphisms but does not identify the mechanisms by which given enzyme genotypes contribute to fitness. Current research in my laboratory involves the integration of physiological parameters with genetic variation through the use of classical dosage-mortality experiments; transplants in the field, and associated studies are now being conducted to relate these experiments to kinetic characteristics of given enzyme phenotypes and specific enzyme activity levels as a function of stress conditions.



REPRODUCTION OF MARINE BIVALVE MOLLUSCS:  
A REVIEW OF SOVIET WORKS

V. L. Kasyanov and V. A. Kulikova  
Institute of Marine Biology, Far East Science Center  
Academy of Sciences of the USSR  
Vladivostok, USSR 690022

There is no need to discuss the importance of Bivalvia in benthic and fouling communities. As in other animals, the process of reproduction of these species plays a decisive role in the formation of community structure, and in the distribution and dynamics of population size. Investigations performed on molluscs are important not only for hydrobiological problems - these studies contain many facts extraordinarily useful for the understanding of some general aspects of gametogenesis, fertilization, embryogenesis and postembryogenesis.

The first Russian studies on the development and reproduction of marine Bivalvia appeared in the period between the end of the nineteenth and the beginning of the twentieth centuries. The prominent Russian embryologist, Zалensky (1874, 1876), described oyster development with special reference to the gastrulation and formation of germ layers. He marked the early isolation of the presumptive mantle in Bivalvia. The shell structure and hinge system in larvae of 20 Bivalvia forms from the Black Sea are given in Borisyak's paper (1905). During the last 40 years no fewer than 100 papers concerning the reproduction and development of marine Bivalvia were published. Nearly 40 papers deal with the phenology and distribution of larvae and the influence of environmental factors. Gametogenesis and spawning seasons are the subjects of more than 20 papers. More than 15 publications elucidate the problems of settlement and metamorphosis. Comparatively few (fewer than 10) works on the early embryogenesis and neurosecretory regulation of reproduction have been published. In addition to the papers dealing chiefly with the reproductive aspects of Bivalvia, some theoretical works and reviews also consider these problems. It is necessary to note the well-known works of Mileikovsky (1959-1974) and some papers by other authors

which give special attention to the role of environmental temperature for successful reproduction and recruitment of molluscs (Zhirmunsky, 1971; Golikov, Scarlato, 1973; Andronikov, 1975; etc.).

In a large series of Mileikovsky's papers, which are predominantly reviews written both in Russian and English, different problems of the reproductive ecology of marine bottom invertebrates, including Bivalvia, are considered. In some works, Mileikovsky (1972, 1974) notes the role of larval plankton not only in the recruitment of some species of benthic animals but also in the general patterns of distribution and settling of oceanic benthos. He reevaluates the types of larval development in marine invertebrates and their distribution in the ocean according to G. Thorson; he adds the demersal type of development to the general scheme of developmental types (1971). In other works, Mileikovsky writes about the main role of temperature in determining the spawning seasons of marine invertebrates (1960, 1970c), the seasonal and daily dynamics of population size in pelagic larvae which reflect some peculiarities of their spawning (1970b), the distribution of larvae over large distances by oceanic currents (1966), the influence of pollution on larvae (1970a), and other problems of larval life. In the last paper cited above, the author claims larvae are greatly damaged by pollution during their settlement on substratum. Zhirmunsky (1971) gives attention to the different mechanisms of influence of high, low and optimal temperatures on invertebrates and writes about changes in the environmental optimum during development. Golikov and Scarlato (1973) showed that the borders of temperature optimum for successful reproduction coincided with the summer water temperature on the northern border of the species area and with the winter temperature on the southern border.

Andronikov (1975) writes that the heat resistance of gametes is constant within a species. Environmental temperature is one of the factors limiting species distribution when it is higher than the upper limit or lower than the lower limit of temperature resistance of the gametes of marine invertebrates.

In special works on molluscs, more attention was given to commercial molluscs (oysters, mussels and scallops) and shipworms. More than 20 papers are devoted to mussels; half of them are devoted to oysters, scallops and *Teredo*. At the present time, the investigations are performed on the fauna of the Barents Sea, the White Sea, and the southern and far eastern seas of the USSR. More than half of all the studies were conducted on species from the Black Sea and the Sea of Japan.

## REPRODUCTIVE CYCLES

Dzyuba (1971a,b,c, 1974; Gruzova, Dzyuba, 1973) describes the reproductive cycles in female gonads of the scallop, *Pecten yessoensis*, and the mussel, *Crenomytilus grayanus*; she gives a thorough cytological description of gonadal changes during the year, and adds cytochemical and morphometrical evidence to these data. The author distinguishes 7 types of accessory cells which take part in the resorption of unspawned oocytes and possibly in the nutrition of growing oocytes. Nutrition of the oocytes was considered in connection with problems of solitary and alimentary types of nutrition. General attention may be attracted by the data on the considerable resorption of oocytes after spawning and during the winter. It is shown that the scallop spawns once a year, in the first half of the summer, and the mussel spawns twice a year, at the beginning and at the end of the summer.

Chukhchin (1965) writes on the maturation age, reproductive cycle and spawning seasons in *Chamelea gallina* from the Black Sea. He notes the absence of a resting period in gonads after spawning. The reproductive cycle in the scallop, *Swiftopecten swifti*, is described in detail by Kukin (1976). The author marks a similarity of cell types in the gonads of *S. swifti* and *Pecten yessoensis*. He gives some data on the spawning seasons in these species from Peter the Great Bay and describes the rare example of hermaphrodite gonad in *S. swifti*. Kutishchev and Drozdov (1974) give data on the sex ratio in the population of the mussel, *Crenomytilus grayanus*, and describe examples of hermaphroditism, which is probably a temporary transitional state from the male gonad to the female one.

Kasyanov, et al. (1974, 1976) determined the spawning seasons and gonadal states during the spawning seasons in common Bivalvia from Peter the Great Bay. Authors think that comparatively synchronous spawning in most of the species is connected with the high values of surface water temperature and the abundance of food for the larvae, small phytoplanktonic forms.

Karpevitch (1964) calls attention to the various patterns of reproduction in eury- and stenobiotic molluscs. A prolonged period of reproduction is common for the eurybiotic species, but is shortened - 2 or 3 months - for the stenobiotic ones. By analyzing the development and reproduction of Teredinidae in the Caspian, Azov and Aral Seas, the author shows some adaptations in structure and size of eggs and sperms to the environment. Zhuravleva and Prazdnikov (1975) discuss the acceleration of gametogenesis in the mussel, *Mytilus edulis*, with a change in salinities from 10‰ to 33‰. A decrease in salinity to 15‰ accelerates the



spawning time and enforces processes of phagocytosis in the gonads.

#### NEUROSECRETORY REGULATION OF REPRODUCTION

An analysis of neurosecretory elements and neurosecretory regulation in the scallop and the mussel is undertaken in the papers by Varaksin (1974a,b) and Marchenko (1974, 1976a). Varaksin showed the significant extrusion of a neurosecretory material from neurosecretory cells of the scallop, *Pecten yessoensis*, which occurred just before spawning and was followed by an abrupt decrease in the neurosecretory contents of the cells. In the mussel, *Crenomytilus grayanus*, the processes of neurosecretion do not cease after spawning. Marchenko (1974, 1976a) described neurosecretory cells and phases of the neurosecretory cycle in the ganglia of the mussels, *Mytilus edulis* and *Crenomytilus grayanus*. The author gave a thorough review of works on the morphology of neurosecretory elements in Mollusca (1976b).

#### GERM CELLS, FERTILIZATION, EARLY EMBRYOGENESIS

Vassetsky (1973) describes in detail the dynamics of maturation divisions in the eggs of the giant oyster, *Crassostrea gigas*. Duration of the I-maturation division is approximately 1.5 times more than the duration of the II-maturation division (it must be added that these differences are considerably more prominent in vertebrates). Maturation divisions in unfertilized oyster eggs go up to the metaphase of the second division. Drozdov (1974) gives data on the ultrastructure of the spermium of the mussel, *Crenomytilus grayanus*. He finds a central canal which goes from the acrosomal region to the proximal centriole through the nucleus.

Ginsburg (1974a,b, 1975) notes the narrowness of optimal sperm concentration at fertilization in the bivalves, *Crassostrea gigas*, *Spisula sachalinensis* and *Macra sulcata*. The maximal percentage of cleaving eggs was obtained at the sperm concentration  $10^6$ - $10^7$  sperms/cm<sup>3</sup>. Increasing the concentration of the sperms leads to their slower activation, a decrease in their propulsion speed and some agglutination. Blyakher (1951) connects the formation of an antipolar lobe in the mussel with the nuclear movements.

#### MORPHOLOGY AND ECOLOGY OF LARVAE

The larval morphology of common species of Bivalvia

from the Black Sea is described by Zakhvatkina (1959, 1963, 1972), from the Caspian Sea by Galperina (1969) and from the Sea of Okhotsk by Kulikova (1975, 1976). Determinants for the identification of pelagic larvae of Bivalvia from the Black Sea (Zakhvatkina, 1959, 1972) are established for 25 species (18 families). All bivalve molluscs from the Black Sea are divided into three groups depending upon the pattern of their development. They are (1) those with complete pelagic development (the majority of the species), (2) those with incomplete pelagic development, when the development takes place in the mantle cavity up to the stage of the straight hinge (*Teredo navalis*, *Ostrea taurica*, *Montacuta bidentata* and *Barnea candida*), and (3) those with direct development through the formation of bottom-laying (*Loripes lacteus*, *Syndesmya ovata*).

Galperina (1959) identified the larvae of 5 species of Bivalvia from the Northern Caspian Sea by rearing them under laboratory conditions. Unlike the majority of investigators of the systematics of bivalve larvae, the author used the shell length/height/thickness ratio as the main diagnostic indicator. Kulikova (1975, 1976a,b) describes the larvae of common species of Bivalvia from the Busse Lagoon, Aniva Bay, Sea of Okhotsk. She describes the morphology and settlement of the larvae of *Musculista senhousia*. The larval morphology of the oyster, *Crassostrea gigas*, in the Possjet Bay, Sea of Japan, is given by Rakov (1974).

Nevesskaya (1960-1962) describes larval hinge structure and its ontogenetic changes. The author traces the hinge ontogenesis in more than 20 species of bivalve molluscs on the mass material from the bottom sediments of the Black Sea, stressing the absence of any connection between larval pro-vinculum and the adult hinge. The hinge of adult forms follows the stages of dental plates in the order Heterodonta and in the ostreids from the order Dysodonta.

#### PHENOLOGY AND DISTRIBUTION OF LARVAE

In the Black Sea, bivalve larvae are encountered in plankton almost all through the year, taking third or fourth place as to quantity of specimens per 1 m<sup>3</sup>. Seasonal fluctuations in the whole quantity of larvae coincide, in general, with water temperature changes, being maximum in number and diversity in summer. The larvae of *Mytilus galloprovincialis* are present in plankton all year. During August the larvae of all bivalve species are present (Kiseleva, 1965). In August when the wind blows toward the coast the number of bivalve larvae at the coastal zone becomes so high that the water becomes yellow (Dolgopolskaya, 1940). The presence of larvae throughout the aquatoria of the Black Sea, with the

most diversity in the coastal region, is noted by Kiseleva (1965).

Ivanov notes that the *Mytilus* larvae remain in upper water layers, which fall during heavy storms. Krakatitsa (1969) also draws attention to the fact that the layer of 0-5 cm is the richest one in oyster larvae, especially in veligers; in this layer their number may be as high as 18,000 specimens per  $1\text{ m}^3$ . Their quantity decreases sharply beyond depths of 45 cm. Began (1973) notes the high concentrations of larvae in the subsurface layer of Black Sea plankton; these concentrations may reach values of greater than 29,000 specimens per  $1\text{ m}^3$ . Vorobiev (1938) notes the adhesion of the *Mytilus* larvae to the surface film with the aid of the gas vesicle at stages just before metamorphosis.

The distribution and settling of *Teredo navalis* larvae in Gelenjik and Rybatskaya Bays of the Black Sea depend upon winds of northeastern direction. By turning surface water rich in larvae off shore, the wind causes an upwelling, which results in a decrease in the settling of larvae in this region (Ryabchikov, 1957).

In the Caspian Sea, up to the twenties, the larvae of Mollusca were relatively rare in the plankton (Hodkina, 1969, 1971). After *Mytilaster lineatus* moved into the Caspian Sea recently, its larvae took up a prominent position, and high biomasses of Bivalvia larvae, noted during the July-August period in the plankton of the middle and southern Caspian Sea (Hodkina, 1969), resulted from the presence of larvae of these species. The majority of bivalves from the Caspian Sea reproduce during the May-October period with a maximum quantity of larvae in the July-August period.

In the southern part of the Sea of Okhotsk (Southern Sakhalin) bivalve larvae are noted in the plankton during the July-October period with the maximum in August (about 15,000 specimens per  $1\text{ m}^3$ ) (Kulikova, 1975). This high quantity of larvae resulted from synchronous spawning of common species of Mollusca. This spawning coincides with high (about annual maximum) water temperature, 18-22°C. The larvae of *Musculista senhousia* and some species from the family Tellinacea are predominant. During the August-October period the pelagic larvae of Bivalvia are second in quantity to Copepoda, and in July they hold the same position after Gastropoda.

#### INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON LARVAE

Kudinova-Pasternak (1962) reaches the conclusion that *Teredo navalis* is a eurythermic and euryhalinic species. Its distribution and activity, however, may be affected by



limiting values of salinity and temperature. Salinity of 8-9‰ is normal for adult forms; salinity of 12‰ is normal for larvae, while optimal temperature for larval development is 18-27°C. One can find similar data in the studies by Nikitin and Galajiev (1934), Zenkevich (1934), and Ryabchikov (1957). Ryabchikov, *et al.* (1963) state that the process of migration of teredinids into the Azov Sea occurs simultaneously with the increase in salinity. The fact that the highest salinity lies just above the lower border of values favorable for development of shipworms leads to a sharp decrease in the number of shipworms when the often observed slight lowering of salinity takes place. Thus, the authors conclude that the process of distribution of teredinids in the Azov Sea must be slow.

The influence of temperature and salinity regime on the larval plankton in the White Sea was shown by Pertsova and Sakharova (1967). In 1966 the strong distillation and low water temperature caused by a very prolonged and severe winter had some influence on the reproduction and larval development of invertebrates. Bivalvia larvae were very scarce and only the larvae of *Macoma baltica* appeared at the normal times. At the end of the summer, only larvae of Mytilidae were in the plankton. All this, of course, affected the Bivalvia population structure for many subsequent generations and led to a decrease in the quantity of their larvae in plankton.

By comparing the data on reproduction and development of *Mytilus edulis* in the Black and White Seas, on the Atlantic coast of North America and on the Danish coast, Pale-nichko (1948) came to the conclusion that the duration of reproduction and development of *Mytilus* larvae is shortened in colder seas and is the shortest in arctic waters. The same fact was noted by Kulikova and Tabunkov (1974) with the development of the scallop, *Pecten yessoensis*, in the Sea of Okhotsk (Southern Sakhalin). In this region the duration of larval (pelagic) development is shorter than that in southern sections of the species area, and the average dimensions of larvae before settlement are smaller.

#### SETTLEMENT AND METAMORPHOSIS

The problems of settlement and metamorphosis are sufficiently studied in some species from families Teredinidae and Pholadidae.

Milyutina (1959) draws attention to structural and functional preparation for wood-boring in the shipworms during ontogenesis.

Kiseleva (1970) gives a detailed anatomy of the larvae of *Pholas dactylus* at the swimming-creeping stage during

metamorphosis and describes the behavior of the larvae. The author shows the high selectivity of the larvae to substratum. The larvae choose cracks and fissures in stones filled with silt and detritus. The high selectivity to substratum is shown for *Brachyodontes lineatus* (Kiseleva, 1966b). The stimulating metamorphosis factor for this species is the soluble organic substance excreted by algae. Bacterial-algal film covering solid substrata is also a trigger of metamorphosis. Belogradov (1973, 1974) points out the necessity for a bacterial-algal film on the collectors for successful settlement of the scallop larvae, *Pecten yessoensis*. Under natural conditions, the best substratum for settlement is the alga *Ceramium kondoii* (Belogradov, 1973).

Petukhova (1963), Gorin (1969, 1970), Zevina (1972) and other authors describe the phenology of settlement of the larvae in the seas of the USSR.

Thus, Soviet authors presently study such various aspects of the reproduction of Bivalvia as gametogenesis and reproductive cycles (morphological and ecological aspects), neurosecretory regulation of the reproductive cycles, fertilization and early embryogenesis, larval development, phenology of the larvae, influence of environmental factors on the gametes and larvae, metamorphosis and settlement of the larvae, and the ecology of these processes.

# REFERENCES\*

- Agarova, I. Ya. 1974. Gametogenesis and some peculiarities of reproductive cycles in *Macoma baltica* (L) (Tellinacea, Eulamellibranchia) on sandy littoral zone of Barents Sea. *Biologiya Razvitiya Morskikh Organismov* (Dev. Biol. Mar. Organisms), ed. by I. B. Tokin, 148-157. Apatity.
- Andronikov, O. B. 1975. Heat resistance of gametes of marine invertebrates in relation to temperature conditions under which the species exist. *Mar. Biol.*, 30,1: 1-12.
- Began, Y. P. 1973. The larvae of molluscs in neuston and surface plankton from the Tendrovskij Bay. *Materialy Vsesoyuznogo Simpoziuma po Izutcheniyu Tchernogo i Sredizemnogo Morei* (Proc. All-Union Symp. Invest. Black Mediterr. Seas), Part 3. Sevastopol.
- Belogradov, E. A. 1973. On the pattern of settlement and some peculiarities of growth in larvae of the scallop on different substrates. *Issledovaniya Biologii Gyb i Promyslovoi Okeanographii* (Invest. Fish Biol. Fish. Oceanog.), 4: 87-90. Vladivostok.
- Belogradov, E. A. 1974. Some peculiarities of larvae settling and growth of young scallop *Mizuhopecten yessoensis* and other organisms on collectors of Minonosok Bay (Possjet Bay, Sea of Japan). *The Biology of Marine Molluscs and Echinoderms*, 7-8. Vladivostok.
- Blyakher, L. A. 1951. Intracellular movements during early embryogenesis of the mussel. *Doklady Akademii Nauk SSSR* (Proc. Acad. Sci. USSR), 79: 899-901.
- Borisjak, A. A. 1905. Pelecypoda of the Black Sea plankton. *Izvestiya Imperatorskoy Akademii Nauk* (Proc. Imp. Acad. Sci.), 5: 22.

\*The bibliography given here includes more than the cited literature. It is not exhaustive, but it embraces a considerable part of the papers on this subject. Reference books, manuals, and handbooks containing information on the reproduction and development of bivalve molluscs are not included in the bibliography.



- Chukhchin, V. D. 1965. Biology of reproduction of *Venus gallina* L. (Lamellibranchia) from the Black Sea. *Bentos (Benthos)*, 15-23. Kiev: Naukova Dumka.
- Dolgopolskaya, M. A. 1954. Experimental studies of the fouling process in the sea. *Trudy Sevastopolskoy Biologicheskoy Stantsii (Proc. Sevastopol Biol. Sta.)*, 8.
- Drozdov, A. L. 1974. Ultrastructure of the sperm of *Crenomytilus grayanus*. *The Biology of Marine Molluscs and Echinoderms*, 16. Vladivostok.
- Dzyuba, S. M. 1971a. Histophysiology of gonads of the scallop *Misuhopecten yessoensis* in different seasons. *Nauchnye Soobshcheniya Instituta Biologii Morya (Sci. Papers Inst. Mar. Biol.)*, ed. by A. V. Zhirmunsky, 2: 68-71. Vladivostok.
- Dzyuba, S. M. 1971b. The seasonal differentiation of oocytes during gametogenesis in the mussel *Crenomytilus grayanus*. *Biologicheskiye i Medicinskiye Issledovaniya na Dalnem Vostoke (Biol. Med. Studies Far East)*, ed. by N. E. Mishakov, 112-116. Vladivostok.
- Dzyuba, S. M. 1971c. Gametogenesis in some marine bivalve molluscs. *Molluski, Avtorepheryaty Dokladov (Abstr. Malacol. Conf.)*, 51-52. Leningrad: Nauka.
- Dzyuba, S. M. 1974. Gonadal morphology of the mussel *Crenomytilus grayanus* in different seasons. *Biologiya Razvitiya Morskikh Organizmov (Dev. Biol. Mar. Organisms)*, ed. by I. B. Tokin, 158-164. Apatity.
- Galperina, G. E. 1969. On the identification of the larvae of bivalve molluscs from the northern Caspian Sea. *Trudy Molodykh Uchenykh VNIRO (Proc. Scientists All-Union Inst. Fisheries)*.
- Ginsburg, A. S. 1974a. Fertilization in eggs of *Bivalvia* under different conditions of insemination. *Ontogenez (Ontogenesis)*, 5,4: 341-348.
- Ginsburg, A. S. 1974b. The role of sperm concentration in sperm-egg association in bivalve molluscs. *The Biology of Marine Molluscs and Echinoderms*, 30-32. Vladivostok.
- Ginsburg, A. S. 1975. The role of sperm concentration in sperm-egg association in bivalve molluscs. *Biologiya Morya (Mar. Biol.)*, 1: 51-57. Vladivostok.

- Golikov, A. N., and Scarlato, O. A. 1973. Method for indirectly defining optimum temperature of inhabitancy for marine cold-blooded animals. *Mar. Biol.*, 20: 1-5.
- Gorin, A. N. 1969. Some data on fouling of experimental plates in the ports of the northwestern part of the Sea of Japan. *Reperaty Nauchnykh Rabot Instituta Biologii Morya (Abstr. Sci. Papers Inst. Mar. Biol.)*, 1: 56-59. Vladivostok.
- Gorin, A. N. 1970. The dynamics of settlement of the main fouling organisms in the Isberg region, Dagestan ASSR. *Complexnye Issledovaniya Prirody Okeana (Complex Studies of the Nature of the Ocean)*, 1. Moscow: Moscow State Univ.
- Goykher, G. B. 1949. On the passing of small organisms through mantle cavity and intestine of bivalve molluscs-filtrators. *Doklady Akademii Nauk SSSR (Proc. Acad. Sci. USSR)*, 17:5.
- Gruzova, M. N., and Dzyuba, S. M. 1973. The solitary type of oogenesis on the example of lamellibranch mollusc *Mizuhopecten yessoensis*. *Tsitologiya (Cytology)*, 15,3: 283-290.
- Hodkina, I. V. 1969. Seasonal dynamics of size of larval population of some benthic organisms which are new for the Caspian Sea in the Isberg region (Middle Caspian Sea) during 1966. *Zoologichesky zhurnal (Zool. J.)*, 48,3: 335-341.
- Hodkina, I. V. 1971. Abundant development of the larvae of some new habitants in the plankton of the Caspian Sea. *Complexnye Issledovaniya Prirody Okeana (Complex Studies of the Nature of the Ocean)*, 2. Moscow.
- Ivanov, A. I. 1963. The mussels of the Black Sea. *Rybnoye khozyaistvo (Fishery)*, 115-118.
- Ivanov, A. I. 1965. The influence of water of different salinity on survival of larvae of the Black Sea oysters. *Doklady Akademii Nauk SSSR (Proc. Acad. Sci. USSR)*, 163,5: 1256-1258.
- Ivanov, A. I. 1968. Reproduction and growth of commercial molluscs (mussels and oysters) in the Black Sea. *Biologicheskiye Issledovaniya Tchernogo Morya i ego Promyslovye Resursy (Biol. Invest. Black Sea)*, 115-118. Moscow: Nauka.

- Ivanov, A. I. 1971. Preliminary results on the work on rearing culture of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in the Kertch Strait and some regions of the Black Sea. *Okeanologiya (Oceanol.)*, 11,5: 889-899.
- Karpevitch, A. F. 1961. Adaptive morphology of sperm and eggs of bivalve molluscs. *Zoologichesky Zhurnal (Zool. J.)*, 40,3: 340-350.
- Karpevitch, A. F. 1964. Some peculiarities of reproduction and growth of bivalve molluscs from brackish-water seas of the USSR. *Ekologiya bespozvonotchnykh yuzhnykh morei SSSR (Ecol. Invertebrates Southern Seas USSR)*, 3-60. Moscow: Nauka.
- Kasyanov, V. L., Kukin, A. F., Medvedeva, L. A., and Khomul-lo, N. P. 1974. On the spawning seasons of common bivalve molluscs in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Biology of Marine Molluscs and Echinoderms*, 28. Vladivostok.
- Kasyanov, V. L., Kruchkova, G. A., Kukin, A. F., Medvedeva, L. A., Yakovlev, S. N., and Yakovlev, Y. M. 1976. Spawning seasons and condition of gonads during spawning period of common molluscs and echinoderms of the Vostok Bay. *Biologicheskkiye Issledovaniya Zaliva Vostok (Biol. Invest. Vostok Bay)*. Vladivostok.
- Kiseleva, G. A. 1965. The distribution of the larvae of polychaets and molluscs in the plankton of the Black Sea. *Bentos (Benthos)*, 38-47. Kiev.
- Kiseleva, G. A. 1966a. Some features of the larval ecology of the mussel from the Black Sea. *Raspredeleniye Bentosa i Biologiya Donnykh Zhivotnykh v Yuzhnykh Moryakh (Distribution of Benthos and Biology of Benthic Animals in the Southern Seas)*, 16-20. Kiev: Naukova Dumka.
- Kiseleva, G. A. 1966b. Metamorphosis stimulating factors on the larvae of the bivalve mollusc *Brachyodontes lineatus* (Gmelin). *Zoologichesky zhurnal (Zool. J.)*, 45,10: 1571-1573.
- Kiseleva, G. A. 1967. The influence of substrates on the settling and metamorphosis of the larvae of benthic animals. *Donniye Biotsenozy i Biologiya Bentosnykh Organizmov Tchernogo Morya (Benthic Biocenosis Biol. Benthic Organisms Black Sea)*.



- Kiseleva, G. A. 1970. The settlement and metamorphosis of the larvae of the mollusc *Pholas dactylus* Linn. *Ekologo-morphologitcheskiye Issledovaniya Donnykh Organizmov* (Ecol. Morphol. Invest. Benthic Organisms), 102-113. Kiev: Naukova Dumka.
- Kiseleva, G. A. 1972. Reproduction and development of the rocky and silty mussels in the Black Sea. *Biologiya Morya* (Mar. Biol.), 26. Kiev: Naukova Dumka.
- Krakatitsa, T. F. 1969. On the distribution of oyster larvae in pelagic biocenosis of the Egorlyk Bay. *Voprosy Morskoy Biologii* (Problems Mar. Biol.), 71-72. Kiev: Naukova Dumka.
- Kudinova-Pasternak, R. K. 1957. Some peculiarities of reproduction and development of three species from the family Teredinidae. *Doklady Akademii Nauk SSSR* (Proc. Acad. Sci. USSR), 117,3.
- Kudinova-Pasternak, R. K. 1962a. The influence of low-saline sea water and different temperatures on the larvae of shipworm *Teredo navalis* L. *Zoologichesky Zhurnal* (Zool. J.), 41,1: 49-57.
- Kudinova-Pasternak, R. K. 1962b. The maturation of germ cells and formation of larvae of *Teredo navalis* L. under low-salinity conditions. *Nauchniye Doklady Vysshei Shkoly Biol. Nauki* (Sci. Rept. High School Biol. Sci.), 2: 28-31.
- Kukin, A. F. 1976. The reproductive cycle in scallop *Swiftopecten swifti*. *Biologiya Morya* (Mar. Biol.), Vladivostok.
- Kulikova, V. A. 1975. The larval development of *Musculus senhousia* (Mytilidae, Bivalvia). *Tezisy Dokladov Pyatogo Vsesoyuznogo Soveshchaniya Embriologov* (Abstr. Fifth All-Union Embryol. Conf.), 108-109. Leningrad.
- Kulikova, V. A. 1976a. Morphology, seasonal dynamics of population size and settlement of larvae of bivalve mollusc *Musculista senhousia* in Busse Lagoon. *Biologiya Morya* (Mar. Biol.). Vladivostok.
- Kulikova, V. A. 1976b. The larvae of common species of Bivalvia in Busse Lagoon, Sea of Okhotsk. *Tezisy Vsesoyuznogo Malakologicheskogo Soveshchaniya* (Abstr. All-Union Malacol. Conf.). Leningrad.

- Kulikova, B. A., and Tabunkov, V. D. 1974. Ecology, reproduction, growth and productivity of the population of the scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Disodonta, Pectinidae) in Busse Lagoon (Aniva Bay). *Zoologichesky Zhurnal* (Zool. J.), 53,12: 1767-1774.
- Kutishchev, A. A., and Drozdov, A. L. 1974. The hermaphroditism and sexual structure in the population of *Crenomytilus grayanus* Dunker. *Vestnik MGU* (Proc. Moscow State Univ.), Ser. Biol., 6: 11-13.
- Marchenko, A. A. 1974. The phases of secretory cycle of neurosecretory cells in *Mytilus edulis* (Mollusca, Lamellibranchia). *Materialy Pervoy Vsesoyuznoy Konferentsii po Neuroendokrinologii* (Abstr. First All-Union Conf. Neuroendocrinol.), 97-98. Leningrad.
- Marchenko, A. A. 1976a. Morphology of neurosecretory elements in molluscs. *Biologiya Morya* (Mar. Biol.). Vladivostok.
- Marchenko, A. A. 1976b. Cell composition of cerebropleural ganglia of *Mytilus edulis* and *Crenomytilus grayanus*. *Nauchniye Soobshcheniya Instituta Biologii Morya* (Sci. Rep. Inst. Mar. Biol.), ed. by A. V. Zhirmunsky, 3. Vladivostok.
- Matveyeva, T. A. 1948. Biology of *Mytilus edulis* from Eastern Murman. *Trudy Murmanskoy Biologicheskoy Stantsii* (Proc. Murmansk Biol. Sta.), 1.
- Maximova, L. P. 1964. Survival and reproduction of *Momodona colorata* (Eichn) V. *tanaissiana* Mil. in water of different salinities. *Ecologiya Bespozvonotchnykh Yuznykh Morei SSSR* (Ecol. Invertebrates Southern Seas USSR), 61-79. Moscow: Nauka.
- Mileikovsky, S. A. 1959. Interrelationships between pelagic larvae of *Nephtys ciliata* (O. F. Muller), *Macoma baltica* L. and *Mya arenaria* L. from the White Sea. *Zoologichesky Zhurnal* (Zool. J.), 38,12: 1889-1891.
- Mileikovsky, S. A. 1960. On the relation between temperature borders of spawning of species in the marine invertebrates and their zoogeographical position. *Zoologichesky Zhurnal* (Zool. J.), 39,5: 666-669.
- Mileikovsky, S. A. 1966. Far-off scattering of pelagic larvae of benthic invertebrates by means of sea streams and its distributional role on example of Gastropoda

- and Lamellibranchia. *Okeanologiya (Oceanol.)*, 6,3: 482-492.
- Mileikovsky, S. A. 1970a. The influence of pollution on the pelagic larvae of bottom invertebrates in marine near shore and estuarine waters. *Mar. Biol.*, 6,4: 350-356.
- Mileikovsky, S. A. 1970b. Seasonal and daily dynamics in pelagic larvae of marine shelf bottom invertebrates in near shore of Kandalaksha Bay (White Sea). *Mar. Biol.*, 5,3: 180-194.
- Mileikovsky, S. A. 1970c. The dependence of reproduction and spawning of marine shelf bottom invertebrates on water temperature. *Trudy Instituta Okeanologii (Proc. Inst. Oceanol.)*, 88: 113-149.
- Mileikovsky, S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a reevaluation. *Mar. Biol.*, 10,3: 193-213.
- Mileikovsky, S. A. 1972. The "pelagic larvation" and its role in the biology of the World Ocean, with special reference to pelagic larvae of marine bottom invertebrates. *Mar. Biol.*, 16,1: 13-21.
- Mileikovsky, S. A. 1973. Speed of active movements of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. Biol.*, 23,1: 11-17.
- Mileikovsky, S. A. 1974. On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators. *Mar. Biol.*, 26,4: 303-312.
- Milyutina, N. A. 1959. The observation of *Teredo navalis* during its settlement and initial intrusion in the wood. *Zoologichesky Zhurnal (Zool. J.)*, 38,4: 520-536.
- Motavkin, P. A., Evdokimov, V. V., and Dzyuba, S. M. 1971. Origin of gonocytes and gonadal formation in *Crenomytilus grayanus*. *Nauchnyiye Soobshcheniya Instituta Biologii Morya (Sci. Rept. Inst. Mar. Biol.)*, ed. by A. V. Zhirmunsky, 2: 162-165. Vladivostok.
- Nevesskaya, L. A. 1960. About the ontogenetic development



- of the hinge in Veneridae from the Black Sea. *Paleontologicheskyy Zhurnal* (Paleontol. J.), 2: 58-62.
- Neveeskaya, L. A. 1961. The development of shell in some species of bivalve molluscs during their ontogenesis. *Bulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody* (Bull. Moscow Soc. Naturalists), 36,3: 152-153.
- Neveeskaya, L. A. 1962. About the ontogenetic development of hinge in some species of bivalve molluscs from the Black Sea. *Paleontologicheskyy Zhurnal* (Paleontol. J.), 2: 49-70.
- Nikitin, V. N., and Galadjiev, M. A. 1934. The planktonic larvae of *Teredo navalis* and their distribution in the Black Sea. *Trudy NII Vodnogo Transporta* (Proc. Inst. Water Transport), 87.
- Nikitin, V. N., and Turpayeva, E. P. 1953. On the possibility of moving some Black Sea benthic animals in the Azov Sea. *Doklady Akademii Nauk SSSR* (Proc. Acad. Sci. USSR), 90,5.
- Palenichko, S. G. 1948. Some peculiarities of the biology of the mussel from the White Sea. *Zoologicheskyy Zhurnal* (Zool. J.), 27,5.
- Pertsova, N. M., and Sakharova, M. I. 1967. Zooplankton of Velikaya Salma Strait (the White Sea) in connection with the hydrological regime of 1966. *Okeanologiya* (Oceanol.), 7,6: 1068-1075.
- Petukhova, T. A. 1963. The larval settling of fouling organisms and shipworms (Teredinidae) in Gelenjik region and in Novorossiisk. *Trudy Instituta Okeanologii* (Proc. Inst. Oceanol.), 70.
- Rakov, V. A. 1974. The morphology of larvae of Pacific oyster *Crassostrea gigas* Thunb. *Issledovaniya po Biologii Gyb i Promyslovoy Okeanographii* (Invest. Fish Biol. Fish. Oceanog.), 5: 15-18. Vladivostok.
- Rusanova, M. N. 1966. The biology and life cycles of some bivalve molluscs in the White Sea. *Shestaya Sessiya Utchenogo Soveta po Probleme: Biologicheskkiye Resursy Belogo Morya. Tezisy Dokladov* (Abstr. Sixth Session Biol. Resources White Sea), 149-150. Petrozavodsk.
- Ryabchikov, P. I. 1957. The distribution of the shipworms

in the seas of the USSR. Moscow: Academic Press.

- Ryabchikov, P. I., and Nikolayeva, G. G. 1963. The settlement of the larvae of the shipworm *Teredo navalis* L. (Mollusca, Teredinidae) and water temperature in Gelenjik Bay (the Black Sea). *Trudy Instituta Okeanologii* (Proc. Inst. Oceanol.), 70: 179-185.
- Ryabchikov, P. I., Soldatova, I. N., Esakova, S. E., and Petukhova, T. A. 1963. The beginning of occupation of the Azov Sea by some species of shipworms, family Teredinidae. *Trudy Instituta Okeanologii* (Proc. Inst. Oceanol.), 70.
- Soldatova, I. N. 1961. The influence of different salinities on the bivalve mollusc *Teredo navalis* L. *Trudy Instituta Okeanologii* (Proc. Inst. Oceanol.), 49: 162-179.
- Spassky, N. N. 1967. Life cycle of the mollusc *Adacha vitrea* and seasonal dynamics of its biology and population size. *Trudy Kaspiiskogo NIIRKh* (Proc. Caspian Inst. Fisheries), 23: 91-94.
- Strelin, G. S. 1940. On the physiological gradients. IV. Gradients and mosaicity at embryonic development of molluscs. *Archiv Anatomii i Embriologii* (Arch. Anat. Histol., Embryol.), 25: 40-67.
- Stroganova, N. S. 1963. Some peculiarities of spermatogenesis in some bivalve molluscs (*Unio*, *Anodonta* and *Mya*). *Vestnik MGU* (Proc. Moscow State Univ.), Ser. Biol., 6: 25-34.
- Sveshnikov, V. A., and Kruchkova, G. A. 1971. Dynamics of population size of pelagic larvae of invertebrates in the Troitsa Bay, Sea of Japan. *Nauchnyiye Soobshcheniya Instituta Biologii Morya* (Sci. Rept. Inst. Mar. Biol.), 2: 200-202. Vladivostok.
- Varaksin, A. A. 1974. Neurosecretory activity in central nervous system of bivalve molluscs *Crenomytilus grayanus* Dunker and *Mizuhopecten yessoensis* Jay, during different stages of gametogenesis. *Materialy Vsesoyuznoy Konferentsii Neuroendokrinologii* (Abstr. First All-Union Conf. Neuroendocrinol.), 28. Leningrad.
- Varaksin, A. A., Dzyuba, S. M., Kosenko, L. A., and Motavkin, P. A. 1974. Sexual cycles of two species of bivalve molluscs and their neurohumoral regulation.

*Biology of Marine Molluscs and Echinoderms*, 63. Vladivostok.

- Vassetsky, S. G. 1973. Dynamics of maturation divisions in eggs of the giant oyster *Ostrea gigas*. *Ontogenez (Ontogenesis)*, 4,5: 453-460.
- Vinogradova, Z. A. 1950. Some contributions to the biology of molluscs from the Black Sea. *Trudy Karadagskoy Biologicheskoy Stantsii (Proc. Karadag Biol. Sta.)*, 9.
- Vorobiev, B. P. 1938. The mussels from the Black Sea. *Trudy AzTcher NIRO (Proc. Azov Black Sea Fisheries Inst.)*, 2,11.
- Zakhvatkina, K. A. 1959. The larvae bivalve molluscs from Sevastopol Bay, Black Sea. *Trudy Sevastopolskoy Biologicheskoy Stantsii (Proc. Sevastopol Biol. Sta.)*, 11: 108-152.
- Zakhvatkina, K. A. 1963. The phenology of larvae of bivalve molluscs from Sevastopol Bay. *Trudy Sevastopolskoy Biologicheskoy Stantsii (Proc. Sevastopol Biol. Sta.)*, 16: 173-175.
- Zakhvatkina, K. A. 1972. The larvae of bivalve molluscs. *Fauna and Flora of the Black Sea and the Azov Sea*, 3: 250-270. Kiev: Naukova Dumka.
- Zalensky, V. V. 1874. Bemerkungen über Haeckel's Gastrea Theoria. *Arch. Naturg.*, 40: 137-173.
- Zalensky, V. V. 1876. On the formation of germ layers in molluscs. *Protokoly Zasedanii OE Kazanskogo Universiteta (Proc. Soc. Nat. Kazan Univ.)*, 3-4.
- Zenkevich, L. A. 1934. Historical review and some methods of biological and biometrical studies. *Trudy NII Vodnogo Transporta (Proc. Inst. Water Transport)*, 87.
- Zevina, G. B. 1972. *Fouling in the Seas of the USSR*, 1-214. Moscow: Moscow State Univ. Press.
- Zhirmunsky, A. V. 1971. A study of adaptation of marine animals as a basis of their reproduction. *Nauchniye Soobshcheniya Instituta Biologii Morya (Sci. Rept. Inst. Mar. Biol.)*, ed. by A. V. Zhirmunsky, 2: 84-87. Vladivostok.
- Zhuravleva, N. G., and Prazdnikov, E. V. 1975. On the



ecology of reproduction and development of the mussel  
*Mytilus edulis* from the Barents Sea. *Tezisy Dokladov*  
*Vsesoyuznoy Konferentsii po Biologii Shelfa* (Abstr.  
*All-Union Conf. Biol. Shelf*), 52-53. Vladivostok.

## REPRODUCTIVE CYCLES OF *STYELA PLICATA*

Thomas R. Fisher  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

In estuaries of the southeast U.S., the solitary tunicate, *Styela plicata*, is a common suspension-feeding organism. Near Beaufort, N.C., the approximate northern limit of its occurrence, cycles of larval settlement of this species have been observed. Larvae settle heavily in spring and fall, but only lightly in summer and winter. Previous ecological experiments had suggested that neither competition nor predation were responsible for the low settlement of larvae in summer, and that the basis for the cycles might be physiological in origin. Therefore, experiments were designed to test the validity of several physiological hypotheses.

To test the hypothesis that the low larval settlement in winter and summer is due to low food abundance, the particulate matter of the Newport River estuary near Beaufort, N.C. was sampled for one year. However, neither quantity nor qualitative composition of the particulate matter could be correlated with the observed larval settlement.

To test the hypothesis that metabolic maintenance costs or physiological partitioning of resources might be poorly adapted at the extremes of temperature in summer and winter, carbon and nitrogen budgets were constructed for *Styela*. However, metabolic maintenance costs were estimated to require only 18% of the carbon and 37% of the nitrogen available for metabolic processes; and, furthermore, growth and an estimate of reproductive potential were maximal at summer temperatures.

After reexamining the original assumptions, it was found that the estimate of reproductive potential provided an approximate reconstruction of the observed larval recruitment when adult population size and predation intensity were considered. It is concluded that neither food abundance nor metabolic maintenance costs can explain low periods of larval settlement. Predation on larvae and young adults appears to be responsible for the low rate of settlement observed in summer months.

## HEAVY METAL EFFECTS ON REPRODUCTIVE SUCCESS IN MARINE BIVALVES

Anthony Calabrese and Arlene Crosby Longwell  
National Marine Fisheries Service  
Middle Atlantic Coastal Fisheries Center  
Milford Laboratory  
Milford, Connecticut 06460

Heavy metals have long been recognized as serious pollutants of the marine environment. In recent years considerable research effort has been placed on determining the effects of these metals on marine organisms. Relatively little is known, however, about metal effects on invertebrates, especially their embryonic and larval stages. This presentation describes some findings of the Milford Laboratory on the effects of an array of metals on embryonic and larval marine bivalves. Experiments were conducted to determine the acute toxicity and mutagenic effect of metals on development of embryos of the American oyster, *Crassostrea virginica*. Toxicity studies were also conducted with the hard clam, *Mercenaria mercenaria*. Further studies were completed to determine the survival rate and growth response of larvae of the American oyster exposed to metals.

The acute toxicity of 11 heavy metals to embryos of the oyster was studied and the concentrations at which 50% of the embryos did not develop were determined. The most toxic metals and their LC<sub>50</sub> values were mercury (0.0056 ppm), silver (0.0058 ppm), copper (0.103 ppm) and zinc (0.31 ppm). Those metals that were not as toxic and their LC<sub>50</sub> values were nickel (1.18 ppm), lead (2.45 ppm) and cadmium (3.80 ppm). Those metals that were relatively non-toxic and their LC<sub>50</sub> values were arsenic (7.5 ppm), chromium (10.3 ppm) and manganese (16.0 ppm). Aluminum was non-toxic at 7.5 ppm, the highest concentration tested.

In conjunction with the above studies the effects of four metals on the cyto-genetics of fertilization, meiosis and cleavage were determined. Silver and cadmium reduced the number of mitoses at the 0% kill level, while also causing division abnormalities and irregularities. Arsenic caused abnormalities in the latest stage zygotes at the 100% kill level. Manganese caused severe direct changes in the ploidy level of zygotes, and in losses of pieces and of



whole chromosomes.

The acute toxicity of 5 metals to clam embryos was also determined. The most toxic metals and their LC<sub>50</sub> values were mercury (0.0048 ppm) and silver (0.021 ppm). Zinc and nickel, although not as toxic as mercury and silver, had LC<sub>50</sub> values of 0.166 and 0.31 ppm. Lead was the least toxic with an LC<sub>50</sub> value of 0.78 ppm.

A logical extension of the previously described studies was to determine the effect of some of these same metals on larvae of these bivalves. A study on oyster larvae from 2 to 12 days of age has been completed. Mercury, silver and copper are the most toxic, while zinc and nickel, the least toxic.

## REPRODUCTION AND DISPERSAL IN MARINE BENTHIC INVERTEBRATES

Richard R. Vance  
Department of Biology  
University of California  
Los Angeles, California 90024

Three of the most common developmental patterns in marine benthic invertebrates are planktotrophy in which initially small larvae undergo an extended pelagic feeding and growing period prior to metamorphosis, pelagic lecithotrophy in which the somewhat larger free-swimming larvae subsist entirely on stored yolk until metamorphosis, and benthic development in which the non-feeding larvae remain in the benthos throughout larval life. A fourth somewhat less common developmental type consists of a long prefeeding benthic period followed by a very short larval planktonic feeding existence. Which larval pattern is likely to evolve in particular cases depends on two classes of selection pressures: those which influence production and survival of larvae, and those which affect survival after metamorphosis. This paper presents the results of a mathematical model which attempts to define conditions under which each reproductive pattern is optimal.

Evolution of the three more common patterns may depend only on the properties of the larval environment. Assume the following: (1) the length of the larval prefeeding and feeding periods increase and decrease linearly with egg size, respectively; (2) development of feeding larvae is faster when food is abundant; and (3) planktonic and benthic mortality rates are constant and perhaps different. The following conclusions emerge: (A) when planktonic food is abundant and planktonic mortality low, planktotrophic larvae with a long feeding period should evolve; (B) when planktonic food is rare and planktonic mortality low, pelagic lecithotrophic larvae should evolve; and (C) when benthic mortality is lower than planktonic mortality, benthic development should evolve. It is to be emphasized that pelagic larval existence may arise whether or not larval dispersal is advantageous.

Evolution of those larvae with brief planktonic

existence may result from selection for dispersal ability. Assume the following: (4) the species is divided into many local populations with identical demographic characteristics between which migration via planktonic larval dispersal can occur; (5) each population independently is subject to random, density-independent adult mortality; and (6) the probability that a planktonic larva born in a local population metamorphoses in that same population decreases exponentially with time in the plankton. Under such circumstances, the model predicts that: (D) a long pelagic larval feeding period may evolve even though planktonic food is not particularly abundant or planktonic mortality particularly low; or (E) a short planktonic period following prolonged non-feeding benthic existence may arise as a compromise between efficient juvenile production via benthic development and maximum post-metamorphosis survival resulting from dispersal.

Whether larval production and survival on the one hand or dispersal and post-metamorphosis survival on the other play the dominant role in evolution of marine invertebrate reproductive patterns remains unclear. What does seem clear is that each is important in specific cases: selection for larval production is probably responsible for the planktotrophic larvae of those species whose adult populations remain essentially constant, while selection for dispersal probably produced those larvae with quite brief planktonic periods.



## LIFE HISTORIES AND THE DYNAMICS OF FOULING COMMUNITIES

John P. Sutherland  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

### INTRODUCTION

An emerging paradigm of marine benthic community organization postulates the existence of competitive hierarchies in which one or a few species "wins" in the absence of disturbances (Connell, 1970, 1972, 1975; Dayton, 1971, 1975; Dayton, *et al.*, 1974; Fishelson, 1973; Menge and Sutherland, 1975; Paine, 1966, 1971, 1974; Paine and Vadas, 1969; Porter, 1972, 1974; Woodin, 1974). Competition is generally for space (Connell, 1972) or space and light (Dayton, 1975). This process is often counteracted by preferential predation on the dominant competitor (e.g., Paine, 1966) or by some more generalized physical disturbance (e.g., Fishelson, 1973). These latter processes generally result in the coexistence of an increased number of species because the competitive dominant is prevented from "winning". However, predation and physical disturbances can also be so intense as to reduce species richness directly (Dayton, 1971; Paine and Vadas, 1969).

In spite of the convincing application of this paradigm to a variety of marine systems, one marine community generally seems to lack a competitive dominant. This is the community of sessile organisms associated with the fouling of man-made structures, but which also occurs on other hard substrate subtidally (WHOI, 1952). It is most often a complex mixture of hydroids, bryozoans, sponges, and tunicates. In the absence of (obvious) predators and physical disturbances, temperate and subtropical fouling communities undergo continual and drastic changes in species composition

(Boyd, 1972; Cory, 1967; Fager, 1971; Haderlie, 1968; Karlson, 1975; Kawahara, 1962; McDougall, 1943; Millard, 1952; Ralph and Hurley, 1952; Smith, *et al.*, 1950; Sutherland, 1974, 1975; Sutherland and Karlson, 1973 and in preparation; Wells, *et al.*, 1964a ). With a few notable exceptions, no single species seems capable of monopolizing space for extended periods of time (i.e., for many years).

Logically, a competitive dominant would be a species with an "ideal" space utilization strategy. It would have a continuously high recruitment rate; it would be able to invade and occupy previously occupied substrate; and it would live for many years. The last point implies not only longevity, but also a highly developed ability to prevent subsequent invasions and epizooic overgrowth. Short of this ideal, competitive domination could conceivably be achieved by an organism possessing any two of the three "ideal" characteristics. A high recruitment rate coupled with an ability to invade occupied substrate would obviate the necessity for a long life span. The competitive dominant would just have a high turnover rate. A long-lived animal with a high recruitment rate could gradually occupy all available space even if the larvae were poor invaders of occupied space. The high recruitment rate would increase the probability of successful invasions, and once settled, the adult would be "permanent". Finally, a long-lived organism could dominate the community even with a low recruitment rate if the larvae were highly successful invaders of occupied substrate.

In what follows I summarize some data on recruitment rate, ability to invade occupied substrate, and longevity, in an attempt to discover which part of the life cycle is "responsible" for the absence of a competitive dominant in this community. No attempt is made here to thoroughly review the prodigious amount of literature on this subject, but I believe the data generally are characteristic of temperate and subtropical fouling communities.

Recruitment: I have chosen four studies in which recruitment data are available for at least two years to illustrate what appears to be an extraordinary amount of variability in larval recruitment. Two of these studies were conducted on the west coast of North America at Bodega Bay, California (Boyd, 1972), and La Jolla, California (Coe and Allen, 1937) while the other two were carried out on the east coast at Beaufort, North Carolina (Sutherland and Karlson, in preparation) and Biscayne Bay, Florida (Weiss, 1948a ). Data were taken from graphs (Coe and Allen, 1937; Weiss, 1948a ) or tables (Boyd, 1972; Sutherland and Karlson, in preparation) and the coefficient of variation (Sokal and Rohlf, 1969) was calculated for the recruitment of each species or species group throughout

the observation period (Table 1).

In each study the amount of variation in recruitment rate was extremely high, usually exceeding 100% (Table 1). This reflects not only seasonal variation in recruitment, often there are months without significant recruitment of a species, but variation from year to year during comparable time periods. There is no convincing evidence that the variation is higher on the east coast, in spite of the greater variability in temperatures on this coast. The range in Beaufort is almost 25°C (Sutherland and Karlson, 1973) while the range at Bodega Bay is only about 5°C (Sutherland, 1970). There is also no clear correlation with latitude.

Whatever the reason for this variation, it makes it impossible to predict what larvae will be in the plankton at any given time. This is borne out by the variability in initial development of newly submerged substrate (e.g., Sutherland and Karlson, 1973 and in preparation; Boyd, 1972) and will become important in the discussion that follows.

Recruitment to previously occupied substrate:

Except for some anecdotal references on the effect of resident adults on larval recruitment (e.g., Weiss, 1948 b), Boyd (1972) was the first to attempt a rigorous analysis of this process. His experimental design included long-term, nondestructive censuses of species composition on sequentially submerged substrate. As a result he was able to compare larval recruitment on substrates submerged for different periods of time, with different densities of resident adults, over the same four week period. Some of his results are reproduced in Table 2. In all cases except one, recruitment was generally heaviest on the "youngest" plates, those submerged from four to eight weeks. Boyd (1972) concluded that most species "preferentially settled on essentially clean substrates". The one exception was *Botrylloides* sp. which occurred sporadically throughout his observation period and settled equally well on occupied and unoccupied space.

Boyd's results clearly indicate that resident adults inhibit subsequent larval recruitment, although they usually did not stop it entirely. However, he did not report which resident adults were doing the inhibiting and whether or not different species were differentially capable of preventing subsequent recruitment. I have made observations of this kind on sequentially submerged, non-destructively sampled substrate at Beauford, North Carolina (Sutherland and Karlson, 1973 and in preparation). Since only percent cover data were taken in my study, it was necessary to wait until a species (=species 1) became abundant enough to cover a substantial portion of a plate in order to detect its presence. A period of 90 days was



Table 1.  
Coefficient of Variation in Recruitment Rate on Artificial Substrate  
Submerged for Short Periods of Time. Data from Bodega Bay (Boyd, 1972),  
La Jolla (Coe and Allen, 1973), Beaufort (Sutherland and Karlson, in  
preparation), and Biscayne Bay (Weiss, 1948a).

| Feb 1969-<br>Feb 1971  |                                       | Apr 1971-<br>Dec 1974 |                         |     |
|--|---------------------------------------|-----------------------|-------------------------|-----|
| Bodega Bay, California<br>#/100cm <sup>2</sup> after 4 weeks               | <i>Obelia</i> spp.                    | 101                   | <i>Tubularia</i>        | 223 |
|  | <i>Balanus</i> <i>crenatus</i>        | 145                   | <i>Pennaria</i>         | 266 |
|  | <i>Bowerbankia</i> <i>gracilis</i>    | 163                   | <i>Schizoporella</i>    | 168 |
|  | <i>Schizoporella</i> <i>unicornis</i> | 100                   | <i>Bugula</i>           | 197 |
|  | <i>Cryptosula</i> <i>pallasiana</i>   | 73                    | <i>Styela</i>           | 212 |
|  | <i>Bugula</i> <i>californica</i>      | 209                   | <i>Ascidea</i>          | 161 |
|  | <i>Bugula</i> <i>neretina</i>         | 332                   | <i>Botryllus</i>        | 361 |
|  | <i>Alcyonidium</i> <i>polyomm</i>     | 197                   | <i>Haliclona</i>        | 319 |
|  | <i>Ascidia</i> <i>ceratoides</i>      | 277                   | <i>Halichondria</i>     | 362 |
|  | <i>Botrylloides</i> sp.               | 136                   | <i>Balanus</i>          | 150 |
|  | <i>Botryllus</i> sp.                  | 336                   | <i>Ostrea</i>           | 203 |
|  |                                       |                       |                         |     |
|  |                                       |                       |                         |     |
|  |                                       |                       |                         |     |
| Dec 1932-<br>Oct 1935  |                                       | Sep 1942-<br>May 1946 |                         |     |
| La Jolla, California<br>Rel. Vol. after 8 wks                              | <i>Ectocarpus</i>                     | 78                    | Hydroids<br>(% cover)   | 281 |
|  | <i>Herpsiphonia</i>                   | 226                   | Tunicates<br>(% cover)  | 100 |
|  | Diatoms                               | 81                    | Anomia                  | 301 |
|  | Hydroids                              | 126                   | Tubeworms               | 174 |
|  | Barnacles                             | 173                   | <i>Bugula</i>           | 154 |
|  | Oysters                               | 196                   | Encrusting<br>Bryozoans | 144 |
|  | Bryozoa                               | 149                   | Barnacles               | 88  |
|  | Serpulids                             | 302                   |                         |     |
|  | Amphipods                             | 173                   |                         |     |
| Biscayne Bay, Florida<br># or % cover/500 cm <sup>2</sup><br>after 1 month |                                       |                       |                         |     |

Table 2.

Effect of Previous Occupants on Larval Recruitment. Values in table are mean # of individuals/100 cm<sup>2</sup> after 4 weeks (n=5). Comparisons were made by means of ANOVA (Sokal and Rohlf, 1969). From Boyd (1972).

|  | Time of<br>Analysis | Weeks of Exposure |     |    |    |                | Signifi-<br>cance<br>level |
|--|---------------------|-------------------|-----|----|----|----------------|----------------------------|
|  |                     | 4                 | 8   | 12 | 16 | F <sub>s</sub> |                            |
| <i>Balanus crenatus</i>                  | Sep 69              | 146               | 288 | 26 | 2  | 28.7           | .001                       |
| <i>Obelia</i> spp.                       | Dec 69              | 46                | 3   | 3  | 8  | 12.1           | .001                       |
| <i>Ascidia ceratodes</i>                 | Jul 69              | 20                | 164 | 23 | 23 | 11.8           | .001                       |
| <i>Bugula californica</i>                | Nov 69              | 387               | 36  | 10 | 80 | 20.1           | .001                       |
| <i>Cryptosula</i><br><i>pallasiana</i>   | Jul 69              | 39                | 43  | 0  | 0  | 8.8            | .001                       |
| <i>Botrylloides</i> sp.                  | Sep 69              | 39                | 28  | 20 | 20 | 2.3            | NS                         |
| <i>Schizoporella</i><br><i>unicornis</i> | Jun 69              | 24                | 30  | 28 | 4  | 5.3            | .001                       |

arbitrarily taken as adequate. At the end of that time, the percent cover of species 1 was compared to the percent cover of species 1 on a previously submerged plate which had been monopolized (> 80% cover) by species 2 over the 90 day interval in question. Differences in percent cover for species 1 were assumed to result from the inhibition of recruitment and/or growth by species 2.

Although Table 3 is a necessarily incomplete cataloguing of those chance occurrences which satisfy the above conditions, it is apparent once again that residents strongly inhibit recruitment and/or subsequent growth. What is of particular interest is that many of these relationships are reciprocal. For example, *Schizoporella* inhibited the recruitment and/or growth of several species, but was itself unable to invade areas occupied by these same species. These reciprocal interactions mean that the order of invasion has an important effect on subsequent community development (see also Sutherland 1974).

Other observations at Beaufort (Sutherland and Karlson, 1973, in preparation) indicate that some species are better able to inhibit subsequent larval recruitment than others. For example, *Hydractinia echinata*, an encrusting hydroid, has occupied one plate for three and one half years, resisting essentially all larval recruitment during that time. On the other end of the scale, oysters and barnacles (unless the latter are very dense) are usually overgrown by new recruits in a few months.

The larvae of some species are also better able to invade than others. For example, *Styela plicata* commonly invaded mixed assemblages of adults from 1972-1974, and in December 1974 many previously occupied plates were invaded by *Botryllus* (Sutherland and Karlson, in preparation). The sponges, *Haliclona*, and *Halichondria*, are also good invaders of occupied substrates at Beaufort (*loc. cit.*). Finally, we have already seen that *Botrylloides* sp. is capable of invading adult assemblages at Bodega Bay (Table 2).

Except for the few species like *Hydractinia* at Beaufort, or *Aurelia schyphistomae* at Bodega Bay (Table 4) no resident assemblage is completely invulnerable to larval recruitment. *Schizoporella unicornis* at Beaufort is one of the most highly resistant species to subsequent larval recruitment (Sutherland, 1975). Nonetheless, species are gradually added to *Schizoporella* monopolies. For example, three plates submerged at Beaufort in August 1971 were monopolized by *Schizoporella*, yet diversity gradually increased with time (Fig. 1).



Table 3.

Effect of Resident Species (on left) on the Recruitment and/or Growth of New Recruits (across top). In each pairwise comparison, the top number(s) are estimates of percent cover for the recruit after 90 days on plates dominated (>80% cover) by the resident during that period. The bottom numbers are estimates of percent cover for the recruit in newly submerged plates after the same 90 day period.

|                      | Recruit                 |                              |                                  |                       |                                |                       |
|----------------------|-------------------------|------------------------------|----------------------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------------|
|                      | <i>Tubularia</i>        | <i>Pennaria</i>              | <i>Bugula</i>                    | <i>Schizoporella</i>  | <i>Ascidia</i>                 | <i>Balanus</i>        |
| <i>Hydractinia</i>   | 0<br>8, 21, 21, 23      | 0<br>26, 29, 25, 41          | 0<br>29, 53, 48, 68              | 0<br>69, 52, 55, 65   | 0<br>39, 47, 17, 21            | 0<br>67, 65, 57, 60*  |
| <i>Schizoporella</i> | 20, 5, 13<br>39, 55, 38 | 0, 0, 0, 1<br>26, 29, 25, 41 | 12, 14, 23, 13<br>29, 53, 48, 68 |                       | 11, 14, 0, 9<br>48, 23, 28, 24 | 0, 0, 0<br>40, 31, 44 |
| <i>Styela</i>        |                         | 3, 3, 12<br>60, 63, 86       |                                  | 0, 0, 0<br>37, 47, 44 | 1, 2, 0<br>50, 78, 89          | 0, 0, 0<br>82, 65, 83 |
| <i>Ascidia</i>       |                         |                              |                                  | 4, 2, 5<br>34, 47, 44 |                                | 1, 0, 0<br>82, 65, 83 |
| <i>Balanus</i>       | 10, 1, 1<br>39, 55, 38  |                              |                                  | 1, 3, 4<br>34, 47, 44 |                                |                       |

\* = after one month

Table 4.

## Longevity.

Bodega Bay Data from Boyd (1972, Table 13). Life cycle length = longevity of an individual. Beaufort data from long-term, nondestructive censuses of artificial substrates (Sutherland and Karlson, in preparation). Residence time may be greater than individual life spans if replacement occurs.

| Bodega Bay, California                |                           | Beaufort, North Carolina |                                       |
|---------------------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------------------|
|                                       | Life Cycle Length (years) |                          | Maximum Median Residence Time (years) |
| <i>Obelia</i> spp.                    | 0.2                       | <i>Halichondria</i>      | 0.7                                   |
| <i>Balanus crenatus</i>               | 0.8                       | <i>Haliclona</i>         | 0.8                                   |
| <i>Bugula californica</i>             | 0.5 - 0.7                 | <i>Hydractinia</i>       | indefinite                            |
| <i>Bowerbankia gracilis</i>           | 0.3 - 0.4                 | <i>Pennaria</i>          | 0.6                                   |
| <i>Schizoporella unicornis</i>        | 0.3 - 0.5                 | <i>Tubularia</i>         | 0.7                                   |
| <i>Cryptosula pallasiana</i>          | 0.3 - 0.5                 | <i>Bugula</i>            | 0.8                                   |
| <i>Ascidia ceratodes</i>              | 0.5 - 0.7                 | <i>Schizoporella</i>     | 2.5                                   |
| <i>Botrylloides</i> sp.               | 0.2 - 0.3                 | <i>Ascidia</i>           | 0.4                                   |
| <i>Aurelia labiata</i> (Schyphistoma) | indefinite                | <i>Styela</i>            | 1.2                                   |
|                                       |                           | <i>Botryllus</i>         | 0.4                                   |
|                                       |                           | <i>Ostrea</i>            | 0.8                                   |
|                                       |                           | <i>Balanus</i>           | 1.0                                   |

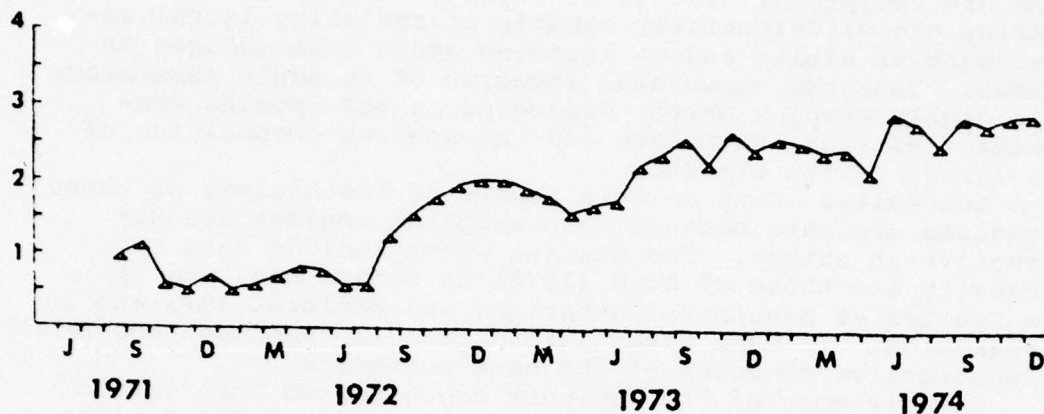


Fig. 1. Brillouin index of diversity calculated for the average species composition of 3 plates submerged in August 1971 and dominated initially by *Schizoporella*.

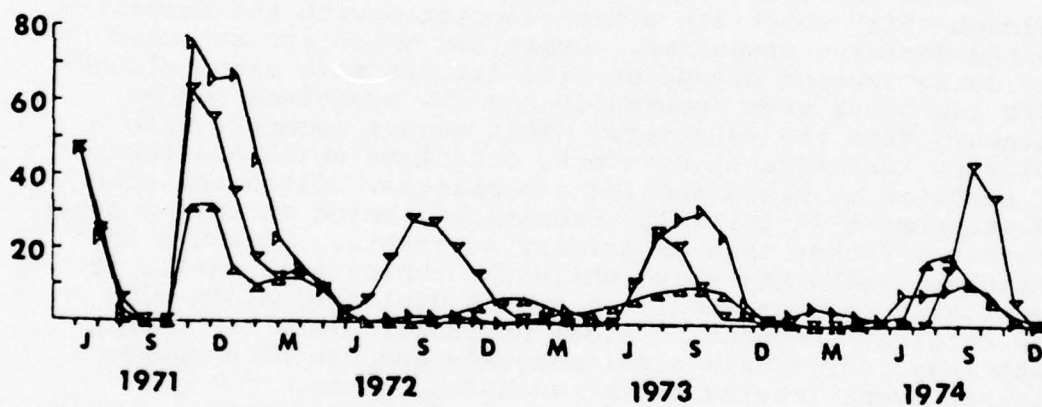


Fig. 2. Percent empty space present on 3 undisturbed plates submerged in May 1971.  $\Delta$  = plate 1,  $\nabla$  = plate 2,  $\blacktriangleright$  = plate 3.



It is thus clear that resident assemblages inhibit subsequent larval recruitment and that many of these interactions are reciprocal. It is also clear that different species are differentially capable of resisting larval recruitment as adults and of invading adult assemblages as larvae. Thus the successful invasion of an adult assemblage is a highly complex matter depending on the species composition of that assemblage and the species composition of the larvae in the plankton.

**Longevity:** Data on this aspect of the biology of these organisms are rare because most sampling regimes are destructive in nature. Two studies which include data on longevity are those of Boyd (1972) at Bodega Bay, and my own studies at Beaufort (Sutherland and Karlson, 1973 and in preparation.) In both cases information is based on repeated, nondestructive censuses of the same substrates.

Clearly most of the dominant organisms on both coasts are short-lived, even allowing for the possible overestimation of longevity at Beaufort (Table 4). Life spans of four to eight months are common. In each area, however, there appears to be one species capable of persisting for an indefinite period of time. This persistence implies not only longevity, but an ability to prevent subsequent larval recruitment.

These short life spans contribute to the spontaneous "slough-offs" which are often associated with the mortality of the dominant organisms. Organisms which are attached to the dying species disappear with it. In some cases slough-offs can occur when apparently healthy organisms become detached from the substrate. This occurs commonly with solitary tunicates at Beaufort, organisms which are capable of settling in mixed species assemblages. Often the site of attachment is initially precarious, being on top of other organisms rather than on primary substrate. Although the attachment site may serve while the tunicate is small, it eventually becomes too large and is dislodged along with the original occupant by tidal currents. This can happen with many individuals simultaneously and can be a catastrophic event leaving behind much free space.

Whatever their cause, slough-offs at Beaufort commonly occur in the fall and can result in the provision of 20-60% clear substrate (Fig. 2). Similar events have been observed in fouling communities in California (Boyd, 1972; Haderlie, 1968; Fager, 1971), Japan (Kawahara, 1962), New Zealand (Ralph and Hurley, 1952) and South Africa (Millard, 1952).

## DISCUSSION

If we now ask which part of the life cycle is "responsible" for the absence of a competitive dominant in this community, the answer for most species is "all three parts". The majority of the species discussed here have extremely variable recruitment, have difficulty invading previously occupied substrate, and are short-lived. The longest-lived organisms, e.g., *Hydractinia* at Beaufort and *Aurelia schyphistomae* at Bodega Bay (Table 4), "almost never" reproduced. At Beaufort we have observed only five or six colonies of *Hydractinia* in four years of following several hundred plates. The same low level of recruitment was true for *Aurelia schyphistomae* at Bodega Bay (Boyd, 1972). Additionally these species seem incapable of invading occupied substrate; all but one of the *Hydractinia* colonies observed at Beaufort were epizootic and disappeared along with the original occupant. *Schizoporella* at Beaufort has a high, but variable recruitment rate and colonies persist for a moderately long time (Table 4), but it is such a poor invader of occupied substrate it gradually disappears from undisturbed communities (Sutherland, 1975). *Styela* is the only other possibility at Beaufort, having a moderately long life (Table 1) and being able to invade occupied substrate. However, when this solitary tunicate becomes dense enough to exclude other community members, the resulting, anastomosing mats of individuals become unstable and slough off (Sutherland and Karlson, 1973; Sutherland, 1974). The longest-lived individuals are solitary.

In the absence of disturbance there are periods when one or more of the "good invaders" (e.g., solitary and colonial tunicates and sponges) is dominant, occupying greater than 50% of the area (e.g., Boyd, 1972; Karlson, 1975; Sutherland and Karlson, 1973, in preparation). However, this dominance does not last because the organisms are short-lived or conversely because their recruitment rates are so low. I conclude in general that there is no competitive dominant in temperate and subtropical fouling communities. The absence of such a dominant represents a fundamental difference between this community and other well known benthic marine communities (Dayton, 1971, 1975).

While certain species can impart some degree of stability to the community by persisting for considerable lengths of time and by resisting larval invasion (I have called these patches multiple stable points (Sutherland, 1974)), over a period of several years species are usually added as a result of larval recruitment (e.g., Fig. 1). Additionally, short life spans contribute to more or less annual, catastrophic slough-offs which result in the provision of substantial amounts of free space (e.g., Fig. 2). We have seen

that free space is the preferred site for subsequent larval recruitment (Table 2). Indeed, sequential observations of substrate at Beaufort have indicated that free space produced by slough-offs has usually been colonized by new recruits rather than being filled in by the expansion of resident colonies (95% of the time,  $n = 42$ ). We have also seen that variability in larval recruitment is high. Thus we cannot predict which larvae will be added to resident assemblages or to the free space made available by catastrophic slough-offs. However, observations at Beaufort have shown that the species settling in the free space is usually a different species than the original occupant (82% of the time,  $n = 39$ ). The subsequent development of this free space depends on the ability of the new resident to resist subsequent recruitment and the identity of the larval recruits. Thus variable recruitment, differential ability to invade occupied substrate, and short life spans all work together to produce a community with no stable climax of the "usual" sort (e.g., Odum, 1969). Change is the rule rather than the exception in fouling communities all over the world, in North Carolina (Karlson, 1975; McDougall, 1943; Sutherland, 1974, 1975; Sutherland and Karlson, 1973, in preparation), Florida (Smith, *et al.*, 1950), California (Boyd, 1972; Haderlie, 1968; Fager, 1971), Japan (Kawahara, 1962), New Zealand (Ralph and Hurley, 1952), and South Africa (Millard, 1952).

Terrestrial plant communities are traditionally thought to respond to perturbations (e.g., fires) with a community controlled process called succession (Odum, 1969). In at least some of these communities, viable seeds of successional species are present in the soil and germinate immediately after the climax species are removed (Marks, 1974). These successional species "prepare the way" for the development of the climax community. In contrast the fouling community has no such reservoir of "successional" species. Colonization is generally by animals which have short-lived, even nonfeeding larvae (Barnes, 1968). Instead of "preparing the way" for subsequent larval recruitment, residents often inhibit it. Finally, the process of community development, e.g., on unoccupied substrate, usually does not produce a stable climax. Thus fouling communities provide little evidence in support of the traditional view of succession (e.g., Odum, 1969).

In all benthic communities, larval recruitment represents the major process by which the community responds to perturbations, but at the same time constitutes a potential perturbation to existing adult assemblages. I believe future research should focus on the ability of larvae to invade previously occupied substrate and on the mechanism by which the resident adults inhibit this invasion. In



addition, studies should be conducted which, whenever possible, involve long-term, nondestructive censuses of the same sites. Only in this way can the essential life history information be gathered on the community members, and only in this way can questions related to community stability be answered. Finally, the roles of important community members can only be determined through the experimental manipulation of their density, e.g., excluding important predators or removing important competitors.

# REFERENCES

- Barnes, R. D. 1968. *Invertebrate Zoology*. Philadelphia, Pa.: W. B. Saunders Co. 743 pp.
- Boyd, Milton J. 1972. Fouling community structure and development in Bodega Harbor, California. Ph.D. Thesis, University of California, Davis.
- Coe, W. R., and Allen, W. E. 1937. Growth of sedentary marine organisms on experimental blocks and plates for nine successive years at the pier of the Scripps Institution of Oceanography. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Tech. Ser. 4*, pp. 101-136.
- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40: 49-78.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syste.*, 3: 169-192.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. *Ecology and Evolution of Natural Communities*. Harvard University Press (in press).
- Cory, R. L. 1967. Epifauna of the Patuxent River Estuary, Maryland, for 1963 and 1964. *Ches. Sci.*, 8: 71-89.
- Dayton, Paul K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41: 351-389.
- Dayton, P. K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.*, 45: 137-159.
- Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., and Dayton, L. B. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. Monogr.*, 44: 105-128.
- Fager, Edward W. 1971. Pattern in the development of a marine community. *Limnol. Ocean.*, 16: 241-253.

- Fishelson, L. 1973. Ecological and biological phenomena influencing coral-species composition on the reef tables at Filat (Gulf of Aqaba, Red Sea). *Mar. Biol.*, 19: 183-196.
- Faderlie, E. C. 1968. Fouling organisms in the harbor at Monterey, California. *2nd Int. Cong. Mar. Corrosion and Fouling. Athens*, pp. 1-14.
- Karlson, R. H. 1975. The effects of predation by the sea urchin, *Arbacia punctulata*, on a marine epibenthic community. Ph.D. Thesis, Duke University.
- Kawahara, T. 1962. Studies on the marine fouling communities. I. Development of a fouling community. *Rep. Fac. Fish. Prefectural Univ. Mie*, 4: 27-42.
- Marks, P. L. 1974. The role of the pin cherry (*Prunus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 44: 73-88.
- McDougall, K. D. 1943. Sessile marine invertebrates at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 13: 321-374.
- Menge, B. A. and Sutherland, J. P. 1975. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.* (in press).
- Millard, N. 1952. Observations and experiments on fouling organisms in Table Bay harbour, South Africa. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, 33: 415-445.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Paine, Robert T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100: 65-75.
- Paine, R. T. 1971. A short-term investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, 52: 1096-1106.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: 93-120.



- Paine, Robert T., and Vadas, Robert L. 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnol. Ocean.*, 14: 710-719.
- Porter, James W. 1972. Predation by *Acanthaster* and its effect on coral species diversity. *Amer. Nat.*, 106: 487-492.
- Porter, J. W. 1974. Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. *Science*, 186: 543-545.
- Ralph, P. M., and Hurley, D. E. 1952. The settling and growth of wharf-pile fauna in Port Nicholson, Wellington, New Zealand. *Zool. Publications from Victoria University College*, No. 19.
- Smith, F. G. W., Williams, Robert H., and Davis, Charles C. 1950. An ecological survey of the subtropical in-shore water adjacent to Miami. *Ecol.*, 31: 119-146.
- Sokal, R. R., and Rohlf, F. James. 1969. *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. 776 pp.
- Sutherland, J. 1970. Dynamics of high and low populations of the limpet, *Acmaea scabra* (Gould). *Ecol. Monogr.*, 40: 169-188.
- Sutherland, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.*, 108: 859-873.
- Sutherland, J. P. 1975. Effect of *Schizoporella* removal on the fouling community at Beaufort, N. C. *Ecology of Marine Benthos*, ed. by B. C. Coull. Beele W. Baruch Institute for Marine Biology and Coastal Research Symposium. University of South Carolina 7-10 May 1975 (in press).
- Sutherland, John P. and Karlson, Ronald H. 1973. Succession and seasonal progression in the fouling community at Beaufort, North Carolina. *3rd Int. Cong. on Mar. Corros. and Foul.*, pp. 906-929. Evanston, Ill.: Northwestern University Press.
- Weiss, C. M. 1948a. The seasonal occurrence of sedentary marine organisms in Biscayne Bay, Florida. *Ecol.*, 29: 153-172.

- Weiss, C. M. 1948b. An observation on the inhibition of marine wood destroyers by heavy fouling accumulation. *Ecol.*, 29: 120.
- Wells, Harry W., Wells, Mary Jane, and Gray, I. E. 1964a. Ecology of sponges in Hatteras Harbor, North Carolina. *Ecol.*, 45: 752-767.
- Woodin, S. A. 1974. Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. *Ecol. Monogr.*, 44: 171-187.
- Woods Hole Oceanographic Institution. 1952. *Marine Fouling and Its Prevention*. U. S. Naval Institute, Annapolis, Md. 388 pp.

ECOLOGICAL IMPLICATIONS OF PATTERNS OF ROCKY INTER-  
TIDAL COMMUNITY STRUCTURE AND BEHAVIOR  
ALONG AN ENVIRONMENTAL GRADIENT

Bruce A. Menge  
Department of Biology  
University of Massachusetts  
Boston, Massachusetts 02125

INTRODUCTION

In seeking to understand local and geographic patterns of community structure and behavior, most ecologists have relied on examination and comparison of such patterns. Though these techniques will always remain an integral part of the fabric of ecological research, ecologists are becoming increasingly aware of the equivocal nature of conclusions based exclusively on an observational-comparative approach. Luckily, increasing numbers of ecologists realize that the best way to reduce such uncertainty is through the performance of controlled, replicated field experiments (e.g. Connell, 1975a,b; Dayton, 1971, 1975a; B. Menge and Sutherland, 1975; Paine, 1974; Schroder and Rosenzweig, 1975). At present the primary practitioners of this approach are marine and plant ecologists, perhaps because the organisms they study are largely slow moving or sessile and readily manipulated. In my opinion, some of the most exciting advances in our understanding of community-level patterns have emerged over the past fifteen years from experimental field studies in these systems.

Early work in community ecology established the existence of certain recurrent patterns of distribution, abundance, size, trophic structure, species diversity and community development; i.e. various patterns of community "structure" were observed. Current research is aimed primarily at understanding the dynamics of communities; i.e. how an observed community structure arises and persists. An especially intriguing and controversial focal point has been the problem of understanding why certain areas of the globe have many more species than others. More specifically, ecologists have tried to explain the relative effects of several factors (e.g. predation, competition, climatic stability, productivity, spatial heterogeneity, time,



temporal heterogeneity - see Pianka, 1966, 1974) on patterns of within and between habitat species diversity (MacArthur, 1964, 1969). A recent synthesis by B. Menge and Sutherland (1975), considered in some detail below, suggests local species diversity is maintained primarily by the relative overall (community-wide) intensity of predation and competition, which are inversely related. These are in turn influenced by climatic stability, temporal heterogeneity, structural heterogeneity, productivity, and perhaps other factors. Sutherland and I further suggested that decreasing environmental rigor permitted the development of an increasingly complex trophic structure. When trophic structure is complex (e.g. many trophic levels, many connections between component species), predation is intense and is the dominant structuring agent in the community. In trophically simpler communities overall predation intensity lessens and the role of competition in structuring the community increases. This synthesis is supported by experimental data from several habitats (e.g. Connell, 1961a, 1970, 1971, 1975b; Dayton, 1971, 1975a; Jackson, 1972; B. Menge, 1972b, 1976; Paine, 1966, 1971, 1974; Woodin, 1974).

A second even more controversial problem has been trying to understand differences in community "stability" among similar kinds of habitats (e.g. rocky intertidal region, forests, deserts, lakes, etc.) experiencing different regimes of environmental stability (e.g. see Woodwell and Smith, 1969). The latter question has been especially problematic because "stability" can be defined in numerous quite different but equally significant ways (Holling, 1973; Margalef, 1969). A major, but as yet poorly quantified, global pattern of community "stability" seems to be that tropical communities are more persistent (i.e. exhibit less variation over time) but have less resilience (Holling, 1973) or adjustment stability (Margalef, 1969) than do more poleward communities (but see Peterson, 1975, for qualifications).

In this paper, I examine these two problems (species diversity and community stability) and suggest qualitative models explaining patterns of community organization and community stability. These models are in many ways tentative and speculative, but rest nonetheless on what I feel to be a firm foundation of largely experimental field analyses of community structure. This paper, though an "overview" of experimental community ecology, is not a review in the strict sense. Quite adequate reviews have recently appeared elsewhere (Connell, 1972, 1975a,b; B. Menge and Sutherland, 1975). Rather, my goals here are to concentrate on general concepts with reference to relevant publications when appropriate. Some data from my studies on rocky intertidal community organization in New England are included to illustrate my points.

## COMMUNITY STRUCTURE AND ORGANIZATION ALONG ENVIRONMENTAL GRADIENTS

### Definitions

Despite the sometimes overwhelming confusion in the literature, few critical concepts in ecology have a single widely accepted definition. As a result, such terms as competition, community, predation, etc., must be redefined with each use. The definitions I have in mind when using such terms in this paper are given in Table 1. These are taken from several sources (Dayton, 1971, May 1973; B. Menge, 1976; B. Menge and Sutherland, 1975, Pianka, 1974, Reynoldson and Bellamy, 1971, Root, 1967).

### Causes of Community Structure in Hard Bottom Marine Systems

Modern science has progressed primarily by an interplay between analytic and synthetic techniques, the goal being to build an understanding of complex systems by an understanding of the behavior of its components and how these interact to produce the observed system. Hence the eventual development of a global model or cluster of models of community organization should rest on syntheses suggested by analyses of local communities arrayed along local environmental gradients. Subsequent comparison between such systems should reveal which generalizations are restricted to local situations and which can be broadened to higher levels of complexity to explain widely observed patterns.

The fact that some areas have relatively many species (e.g. tropical forests, coral reefs, deep-sea soft sediment communities, etc.) and others have relatively fewer (e.g. temperate forests, kelp forests, shallow-sea soft sediment communities, etc.) is, of course, widely realized (e.g. see MacArthur, 1969, 1972; Ricklefs, 1973). Although the generation of species and thus species diversity results from poorly understood speciation processes, the maintenance of varying levels of species diversity is clearly some function of interactions between characteristics of the biological and physical environment. In my view, the biological interactions of predation (including herbivory), biological disturbances caused by the activities of a species, and competition are the cardinal factors regulating local species diversity. Other factors such as structural and temporal heterogeneity, production, etc., have modifying effects and may affect diversity both directly and indirectly through their effects on predatory or competitive interactions (B. Menge and Sutherland, 1975).

Recently, Sutherland and I suggested a simple model

Table 1. Definitions of ecological terms used in text.

| Term                         | Definition  |
|------------------------------|---|
| Predation                    | Consumption of one species by another. Can refer specifically to carnivory or more generally to include consumer-prey interactions (excluding parasitism).  |
| Interspecific Competition    | Mutual striving by two species for a resource or resources in short supply. Both species are negatively affected in this interaction.   |
| Guild                        | Assemblage of species in a community of comparable trophic status or which utilize similar spatial resources.   |
| Community                    | Directly or indirectly interacting assemblage of species occupying a particular habitat. Includes all trophic levels.   |
| Species Diversity            | Number of species in a community (=species richness).   |
| Community Structure          | Collective expression referring to the "appearance" of a community; quantifiable only by quantifying distribution, abundance, body size, trophic relationships, and species diversity of component populations. |
| Community Organization       | Community structure and the dynamic processes responsible for the observed structural patterns.   |
| Environmental Stability      | Variation of parameters of the physical environment.  |
| Environmental Predictability | The probability of predicting the future status of parameters of the physical environment. Measured by (e.g.) serial auto-correlation of these parameters.  |
| Environmental Stress         | Frequency that physical environmental conditions approach or exceed the physiological tolerance limits of an organism.  |
| Environmental Rigor          | A more general term meant to include the three above characteristics.   |
| Temporal Heterogeneity       | Environmental rigor plus patterns and levels of production.   |



to explain the seemingly contradictory (e.g. Pianka, 1966) effects of competition and predation on species diversity in a community. Summarizing what are actually rather complex hypotheses, the predation hypothesis suggests that selective predation on competitively dominant species maintains high species diversity by alleviating competition and permitting the invasion and persistence of otherwise inferior competitors (e.g. Paine, 1966). Predation intensity increases with increased environmental stability because predator activity and diversity increases in such environments. Various portions of this hypothesis are supported by evidence from field experiments (e.g. Hall, *et al.*, 1970; Paine, 1966, 1971; see B. Menge and Sutherland, 1975, for additional references).

The competition hypothesis argues, on the other hand, that with increased environmental stability, competition intensity increases because species can devote more time and energy to resource acquisition (and less to coping with the physical environment) (MacArthur and Wilson, 1967). Intense competition results in increased specialization and higher species diversity (MacArthur, 1972). Evidence supporting this hypothesis is mostly of an indirect, correlative nature; see B. Menge and Sutherland (1975) for references and a more detailed summary of these hypotheses.

Fig. 1 (from B. Menge and Sutherland, 1975) suggests how these hypotheses may be combined into a simple model which reconciles the apparent contradictions between them. The basic points of the model are that within a community, (1) competition regulates species number in a guild only when the members of that guild actually compete, i.e. when they are at or near carrying capacity ( $K$ ). This is usually true at relatively *higher* trophic levels because of the absence of other controlling factors (e.g. predation; Fig. 1a). On the other hand, (2) predation regulates the number of species present in guilds of *low* trophic status (Fig. 1a). Between communities and between habitats, competition should be relatively more important than predation as an overall organizing factor in communities with few trophic levels (Fig. 1b). Further, because predators seem less capable of dealing with environmental harshness than do their prey (Connell, 1971), such trophically simple communities should occur in physically rigorous environments. In more moderate physical environments, species of higher trophic status can persist and predation should become relatively more important as an overall organizing factor (Fig. 1b).

An important qualification to this model clarifies an apparent contradiction. In some systems with complex trophic organization, the species providing most of the visually obvious community structure are of low trophic status (plants such as trees, kelp, other macroalgae). Further, in many systems plants probably compete for space

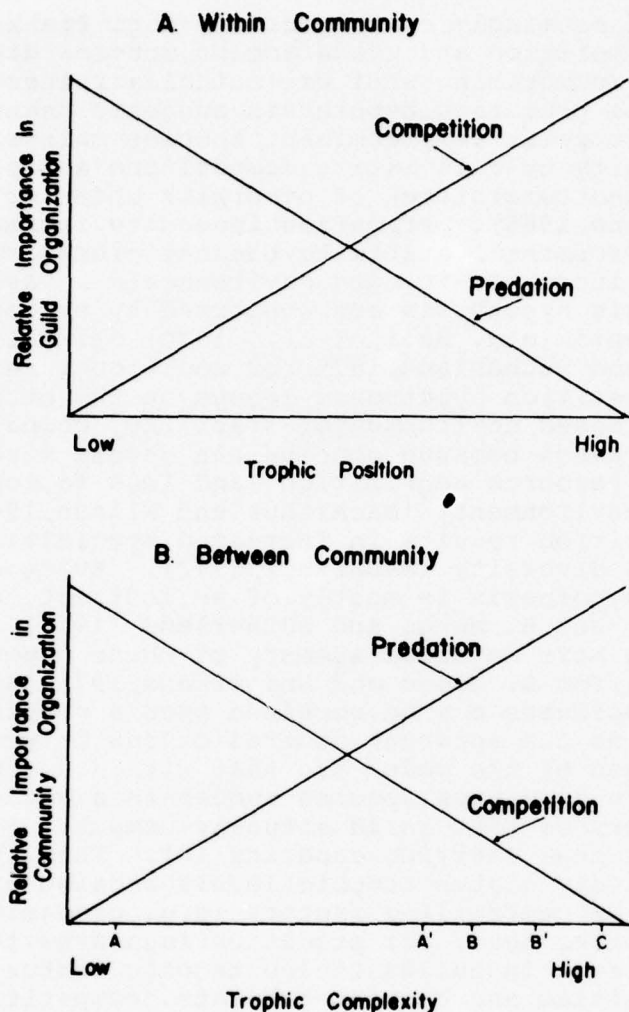


Fig. 1. Qualitative model of the relative within-community (A) and between-community and habitat (B) importance of interspecific competition and predation in organizing communities. The relationships are linear for convenience and are not intended to convey any particular quantitative relationship. Suggested positions of communities discussed in the text are: A - A', New England exposed to protected areas; B - B', Pacific Northwest coast exposed to protected areas. C indicates the region which communities of great trophic complexity are hypothesized to occupy. These might include some coral reef communities, kelp forests in the Pacific Northwest and southern California, the subtidal community in McMurdo Sound, Antarctica, deep-sea communities, etc.

and light under natural conditions. Nonetheless, the diversity of these plants and thus a major part of the observed community structure may still be an increasing function of predation intensity on juvenile stages (e.g. Connell, 1971, Janzen, 1970). That is, the adult plants in these systems may represent those that have "escaped" predators (and other sources of mortality) (Connell, 1975b). Experimental evidence from all the systems mentioned above supports this interpretation (Connell, 1971; Dayton, 1975a,b; J. Menge, 1975).

#### Predictions of the Model

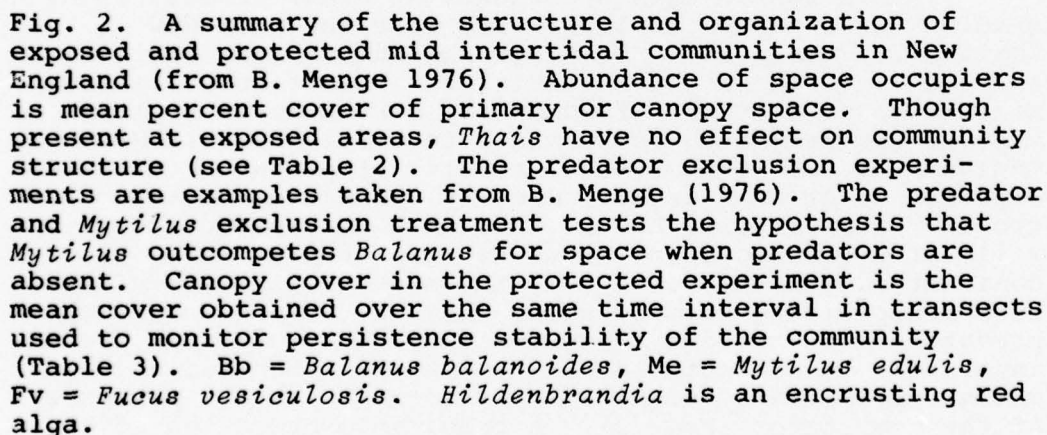
Three key predictions of this model are that, along gradients of decreasing environmental rigor, (1) predation should be increasingly important in organizing communities, (2) predator effectiveness should increase, and (3) within any particular community, the number of species coexisting in the top trophic level should be primarily a function of competition. Removal of a competitor should result in some sort of niche expansion by the remaining competitors.

Prediction 1. Predation should be increasingly important in organizing communities along gradients of decreasing environmental rigor.

I have tested this hypothesis at areas located along a gradient of exposure to increasing wave shock in New England (B. Menge, 1976; B. Menge and Sutherland, 1975), an example of which is given in Fig. 2. This figure (1) summarizes major features of community structure at typical exposed and protected rocky mid intertidal areas in New England, and (2) gives typical results of predator exclusion experiments at such areas. Clearly, predation by the gastropod *Thais lapillus* has no influence at exposed areas while at protected areas it is the factor preventing the dominant competitor for space, the mussel *Mytilus edulis*, from monopolizing primary space (Fig. 2). Moreover, when predators are excluded, only two species co-occur in the mid intertidal at protected areas (excluding ephemeral algae), while approximately eight species co-occur in the presence of the competitor (Fig. 2). A comparable predation effect along a gradient of exposure to waves has been documented on pilings on the coast of New Jersey by Peterson (1975a, personal communication). Combining these studies with earlier ones (Dayton, 1971, Hall, *et al.*, 1970; Paine, 1966, 1971, 1974), the maintenance of high species richness by predation has been experimentally demonstrated in at least five distinct habitats. Moreover, these studies (at least



Protected



the marine ones) have been done in physical environments with quite different levels of environmental variation, stress, and predictability. The studies on the east coast of North America, which subjectively seems a less physically stable environment (e.g. B. Menge and Sutherland, 1975, Sanders, 1968) showed that the intensity of predation and competition were inversely related to each other with predation intensity increasing with increasing physical environmental stability (e.g. B. Menge, 1976; B. Menge and Sutherland, 1975; Peterson, 1975). On the more physically stable west coast, predation is the main structuring agent; competition for space occurs only when predators are excluded regardless of relative physical stability (Dayton, 1971; Paine, 1966, 1974). Hence, as predicted, the effect of predation on community structure (distribution and abundance, species richness) increases with a decrease in environmental rigor.

Prediction 2. Individual predator effectiveness should increase along gradients of decreasing environmental rigor.

This prediction is actually a statement of the mechanism of Prediction 1 and has been suggested before (Connell, 1975b, B. Menge, 1976; B. Menge and Sutherland, 1975). In New England, *Thais* is functionally the only mid intertidal predator at most areas (B. Menge, 1976). This gastropod preys primarily on *Mytilus* and *Balanus* (B. Menge, 1976; Fig. 2), two species providing much of the spatial structure of the rocky intertidal community (Fig. 2). To test the hypothesis that per individual *Thais* effectiveness increases with decreasing exposure to waves and decreasing desiccation, I ran a series of field experiments (to be more fully published elsewhere) designed to provide an "index" of *Thais* effectiveness under different conditions (e.g. exposed vs. protected, desiccated vs. moist habitats, etc.). Briefly, these experiments yielded data on the number of mussels (out of twenty per cage per experiment) eaten by five *Thais* in a cage placed in the mid intertidal at an exposed point and a protected cove. At each area cages were placed in the high and low mid intertidal region, under algal canopy or not, near and away from crevices, etc. There were four replicates per treatment and each experiment ran from three to seven days. Size of mussels and *Thais* were kept the same through all experiments. Some results are given in Table 2. In the lower mid intertidal (first, second, and fourth columns in Table 2), high levels of wave shock reduce the number of mussels eaten by *Thais*, although the difference is not significant in one of the three cases. Note, however, that the number of mussels eaten in

Table 2. Predator effectiveness under different environmental conditions.

| Exposure to Wave Shock                       | Relative Desiccation Intensity <sup>a</sup> |                 |                            |                          |
|--|---|-----------------|----------------------------|--------------------------|
|  | High<br>(No canopy)                         | Low<br>(canopy) | High<br>(High inter-tidal) | Low<br>(Low inter-tidal) |
| Exposed                                      | 36  | 145             | 75                         | 128                      |
| Protected                                    | 65  | 161             | 43                         | 183                      |
| $\chi^2$ (Exposed to Protected) <sup>b</sup> | 8.33**                                      | 0.48            | 8.68**                     | 9.73**                   |
| $\chi^2$ (2 x 2)                             |   | 4.24**          |                            | 17.22**                  |

<sup>a</sup>Number in each cell is the number of mussels eaten summed over several experiments (9 or 6) and four cages per experiment. The first two columns are summed over nine low-mid intertidal experiments. The last two columns are summed over six high-mid low-mid intertidal experiments.

<sup>b</sup>\* = significant at the 5% level; \*\* = significant at the 1% level.



high intertidal cages was greater (rather than less) at the exposed area than at the protected area. This suggests that severe desiccation is sometimes more inhibitory to *Thais* than wave shock, particularly during summer when these experiments were run. Relatively severe desiccation also reduces the number of mussels eaten when the snails are not under a canopy or are in the high intertidal (Table 2). These results suggest that the effectiveness of *Thais* as a predator is a function of both wave shock and desiccation stress. More generally, these data support the hypothesis that a predator's effectiveness is strongly influenced by its physical environment.

Prediction 3. The number of species coexisting in the top trophic level should be mediated primarily by competition.

This prediction and various related ones have been a focal point of a prodigious amount of ecological research (e.g. MacArthur, 1972; Schoener, 1974). Unfortunately, relatively little of this research has been of an experimental nature (see Connell, 1975a,b, for references). However, in the rocky intertidal, several experimental studies indicate that competition organizes guilds at the top trophic position in a community. At those areas in New England (mid intertidal), in the British Isles and southern California (high intertidal) where predators are naturally absent (or ineffective), the "top" trophic level consists of filter feeding barnacles and mussels which have been experimentally demonstrated to compete for space (Connell, 1961a; Harger, 1970; B. Menge, 1976; B. Menge and Sutherland, 1976). In more trophically complex west coast rocky intertidal communities, competition has been shown to occur between two top asteroid carnivores (B. Menge, 1972b; J. Menge and B. Menge, 1974) and may occur between several species of predaceous gastropods as well (Connell, 1970). Further, when one asteroid (*Pisaster*) is absent from a habitat, the niche of the second (*Leptasterias*) expands, more prey species and larger prey individuals are included in the diet, and its effect on community structure seems to increase (Menge, 1972a,b). In central California, Haven (1973) has indicated that two high intertidal limpets (*Acmaea* spp.) compete for food. Presumably these herbivores occupy the "top" trophic level since invertebrate predators at least are largely absent from the high intertidal at this area. These experiments indicate that competition between these trophically high species is a chronic event and that removal of a competitor tends to result in an expansion of the remaining competitor's niche. However, a thorough test of this hypothesis should also include the experimental

addition of competitors. Ideally, the fate of such an addition would reveal whether or not the number of species in a guild is regulated by competition or some other factor. Unfortunately, such experiments are difficult to perform; further, a failure of an introduced species to persist may be due to factors other than competition (Kohn, 1971; J. Menge and B. Menge, 1974), and truly critical tests of this hypothesis may not be possible.

To summarize, the evidence available supports the model. As suggested by Fig. 1a, the organization of guilds occupying "top" trophic positions in a community, whether they are primary producers, suspension-feeders, herbivores, or carnivores, is strongly influenced by competition. The organization of guilds occupying "low" trophic positions [e.g. the herbivores and suspension feeders preyed upon by *Pisaster* and *Leptasterias* on the west coast of North America (Dayton, 1971; B. Menge, 1972b; Paine, 1974) or by the starfish *Stichaster* in Australia (Paine, 1971)] is determined by predation. Further, as suggested by Fig. 1b, overall community structure is a function of competition when communities are trophically simple (e.g. exposed communities on the east coast) and of predation when communities are trophically complex (e.g. most west coast communities). To illustrate these points more clearly and to suggest extension of them to other less well-known systems, I have indicated regions on the model along which various systems may hypothetically occur (Fig. 1b). I should emphasize, however, that a key feature of the model is the trophic complexity of the community. Thus, trophically simple tropical systems such as the "cryptic" communities studied by Jackson and Buss (1975), may well occur toward the left end of Fig. 1b while trophically complex polar systems like the subtidal sponge-dominated communities in the Antarctic (Dayton, *et al.*, 1974) may occur toward the right end of Fig. 1b.

#### PERSISTENCE AND ADJUSTMENT STABILITY IN THE ROCKY INTERTIDAL

The understanding of community stability in different habitats has been traditionally hampered by (1) semantic confusion over the meanings of the term "stability", and (2) a lack of good quantitative information on the phenomenon itself. Ecologists have recently begun to grapple with both of these problems, with the immediate result that the problem seems more confused than ever. Nonetheless, some important advances in our understanding of stability have been made. Several authors have suggested that community stability be recognized to have two components:

persistence stability (= persistence = stability) and adjustment stability (= resilience = elasticity) (Holling, 1973, Margalef, 1969; May, 1973). Persistence is generally held to be the degree to which a system varies around some sort of mean value over time, while adjustment stability is generally viewed to be the relative ability of a disturbed community to return to some pre-disturbance state (Margalef, 1969). This usage is gaining increased popularity among field workers (e.g. Hurd and Wolf, 1975; Peterson, 1975b; Sutherland, 1974) and will be followed here.

A major global pattern of apparent community behavior which led to the near-enshrinement of the idea that community diversity or complexity begets stability is that tropical communities are more stable (persistent) than temperate ones (e.g. Elton, 1958). This idea has always been viewed with skepticism by some ecologists and the theory behind it has recently been examined in devastating detail by May (1973). A current view of global variations in community behavior is that tropical communities seem to possess more persistence (i.e. to change little in "appearance" or relative abundance of most species) but less adjustment stability than do temperate or polar communities (e.g. Frank, 1968; Futuyma, 1973; Holling, 1973). To use Lewontin's (1969) terminology, tropical systems possess more local or neighborhood stability but less global stability than do temperate or polar systems.

To test these hypotheses, one must (1) measure the persistence stability of systems in localities differing in stability of the physical environment, and (2) determine the adjustment stabilities of these systems by subjecting them to perturbation analysis. In some ways it is amazing that neither of these problems has attracted much attention until very recently (e.g. Hurd, *et al.*, 1971; Hurd and Wolf, 1975; Peterson, 1975b; Sutherland, 1974).

#### Persistence Stability in the New England Rocky Intertidal

Jane Menge and I have been studying persistence and adjustment stability at areas of different wave exposure in the New England rocky intertidal for up to four years at some areas. To measure persistence stability, we have run transects, described more fully elsewhere (J. Menge, 1975; B. Menge, 1976), at three intertidal levels (high, mid, and low intertidal), at several areas. These transects yield estimates of percent cover of all space occupying species and of abundances of all mobile species. From these data, relative abundances, species richness, and other aspects of community structure can be estimated. Early in our work we subjectively judged the physical



environment at exposed headlands to be more rigorous, particularly with regard to wave shock, than rocky areas in coves and other leeward areas. This pattern has been quantified and confirmed using the loss rate of experimental cages at all areas (B. Menge, 1976).

Table 3 shows several preliminary measures of persistence stability (average percent change/month in percent cover, average monthly variance in percent cover, average variance/mean percent cover) at an exposed area, a protected area and an area of intermediate exposure. In general, the exposed area has the least persistence stability, though the correlation is not perfect. For example, average monthly variance is greater at the intermediate area than at the exposed areas (Table 3). Further, the intermediate and protected areas are very similar when mean change per month in percent cover is compared. Subjectively, the difference in persistence stability is strongly correlated to wave exposure. That this correlation is not so clearly apparent in the data is probably due to very severe storms preventing us from sampling some areas, especially the exposed one, at strictly regular two-month intervals. Of the measures in Table 3, probably the best are those based on the variance/mean ratio since mean abundance of the most common species can vary so widely at any particular time. Note particularly that the mean/variance ratio of the dominant (in terms of biomass) species is most unstable at the exposed area (*Mytilus* at Pemaquid Point,  $s^2/\bar{x} = 13$ ), is intermediate at the intermediate area (*Fucus vesiculosus* at Grindstone Neck,  $s^2/\bar{x} = 6.6$ ) and is least unstable at the protected area (*Asco-phyllum nodosum* at Canoe Beach Cove,  $s^2/\bar{x} = 3.5$ ). Since these species are among the most visible features of community structure, the close correlation between their persistence stability and wave exposure probably accounts for the strong subjective correlation between persistence and physical stability noted above.

In general then, the most stable (persistent) communities seem to occur in the most stable environments. Note, however, that persistence stability at the population level is sometimes uncorrelated with physical stability (e.g. *Mytilus*,  $s^2/\bar{x}$ , Table 3). This pattern has been noted in other systems (e.g. Peterson, 1975b) and suggests that a clear understanding of basic global patterns of persistence stability awaits further study.

#### Adjustment Stability in the New England Rocky Intertidal

Adjustment stability in New England rocky intertidal communities is being studied by examining the rate of

Table 3. Measures of persistence stability in New England rocky intertidal communities.

| Measure                                       | Level of Biological Organization | Area                     |                                |                              |
|---|----------------------------------|--------------------------|--------------------------------|------------------------------|
|   |                                  | Pemaquid Point (exposed) | Grindstone Neck (intermediate) | Canoe Beach Cove (protected) |
| Mean change per month in mean percent cover   | Community                        | 3.9±1.6                  | 2.2±1.0                        | 2.3±0.3                      |
|   | Population                       |                          |                                |                              |
|   | <i>Balanus</i>                   | 4.3±2.1                  | 0.3±0.1                        | 1.5±0.4                      |
|   | <i>Mytilus</i>                   | 4.8±1.2                  | 2.6±0.6                        | 2.1±0.6                      |
|   | furoid                           | 1.0±0.3                  | 2.5±0.6                        | 2.7±0.6                      |
|   | free space                       | 5.3±2.0                  | 4.5±1.4                        | 4.1±0.9                      |
| Mean monthly variance (n = 10 quadrats/month) | Community                        | 346.1                    | 415.2                          | 193.3                        |
|   | Population                       |                          |                                |                              |
|   | <i>Balanus</i>                   | 351.9                    | 1.4                            | 15.9                         |
|   | <i>Mytilus</i>                   | 662.8                    | 581.9                          | 185.0                        |
|   | furoid                           | 66.4                     | 530.2                          | 294.7                        |
|   | free space                       | 303.1                    | 547.1                          | 277.7                        |
| Mean variance/mean ( $s^2/\bar{x}$ )          | Community                        | 15.3                     | 9.9                            | 8.4                          |
|   | Population                       |                          |                                |                              |
|   | <i>Balanus</i>                   | 13.4                     | 1.0                            | 3.8                          |
|   | <i>Mytilus</i>                   | 13.0                     | 22.1                           | 23.8                         |
|   | furoid                           | 11.5                     | 6.6                            | 3.5                          |
|   | free space                       | 23.5                     | 9.7                            | 3.6                          |

return of a community to the pre-disturbed state. The disturbance consisted of removal of the sessile species dominating mid intertidal spatial structure at the exposed, intermediate, and protected areas (dominants are *Mytilus*, *Fucus vesiculosus*, and *Ascophyllum nodosum*, respectively) with a putty knife. The perturbations were performed in March, 1974, and they and their controls were subsequently monitored as often as possible. Abundance of all sessile and mobile species was estimated from transects or photographs of the treatment (see caption of Fig. 3 for details). These perturbations mimic the effects of natural disturbances relatively closely in both their timing (most physical disturbance is in winter and early spring) and effect.

Compared to Table 3, Fig. 3 indicates that if resilience is measured by how rapidly the spatial dominant is reestablished, the least persistent community (exposed) has the greatest adjustment stability and the most persistent community (protected) has the least adjustment stability. At the exposed area, removal of *Mytilus* in March is succeeded by dense settlement of *Balanus* in April and May; these barnacles are subsequently settled upon by *Mytilus* and outcompeted by September-October. Thus, the original configuration is reached within seven months (Fig. 3). (However, this return rate is dependent on the time of disturbance. Other experiments not presented here have shown that if the disturbance occurs after *Balanus* settlement, mussels fail to settle and the community does not rebound for at least eight months and probably will take about nineteen months.)

At the intermediate area, removal of *Fucus* is followed by reattainment of the original configuration within twelve months. This relatively rapid return to 100% cover by this large alga (up to approximately one m long) is achieved asexually, since nearly all the *Fucus* in the experiment regrew (or perennated) from a small amount of hold-fast not originally removed from the rock (Fig. 3).

At the protected area, removal of *Ascophyllum* is followed by an immediate increase in *Balanus* abundance and a slow increase in *Fucus vesiculosus* abundance. As yet, (after twenty months), *Ascophyllum* has not returned to its former dominance, although newly settled individuals are becoming increasingly common (Fig. 3). In this experiment, the appearance of *Fucus* depended on sexual, rather than asexual processes, since little or no *Fucus* was initially present.

These results are substantially more complicated than the relatively simple picture conveyed by Fig. 3. The time of year in which the initial perturbation is made affects the length of time for the system to return to its previous state (discussed above for the exposed area). In addition,



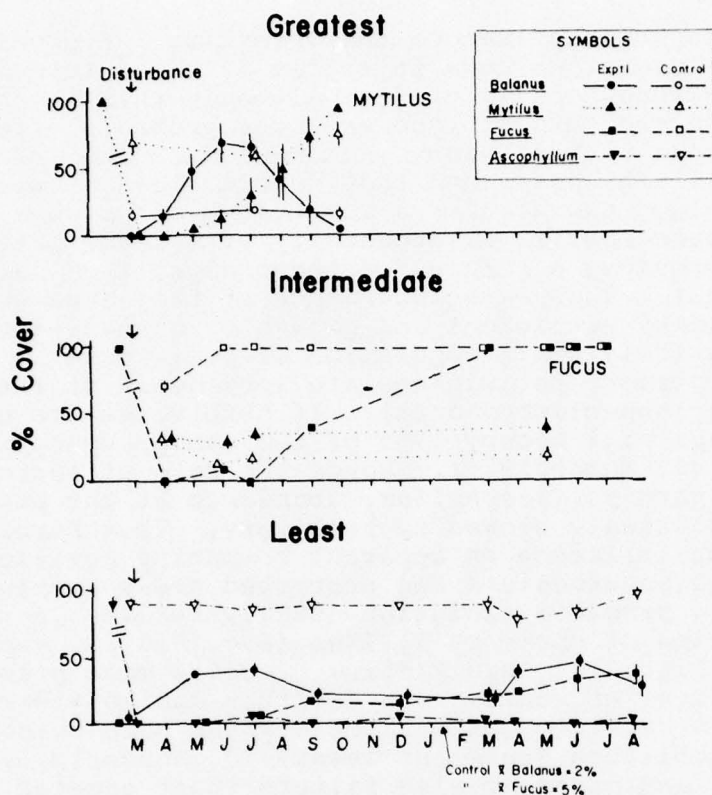


Fig. 3. Preliminary results of perturbation experiments begun in 1974 showing the resilience of areas of great, intermediate, and low exposure to wave shock. Only the abundances ( $\pm$  one standard error; percent cover transformed by the arcsin transformation) of the most abundant structural species is plotted. Data at the exposed area are taken from controls (area of each = 100 cm<sup>2</sup>) of experiments reported earlier (B. Menge 1976). Identical results have been obtained in larger (1/2 m<sup>2</sup> clearances in 1975. The other experiments have not been reported before and are means of 1/4 m<sup>2</sup> subsamples of clearances ranging in total area from one m<sup>2</sup> to 18 m<sup>2</sup>. The time of initial perturbations are marked by the arrows with the change in abundances from the disturbance shown by the interrupted lines. Abundance of *Balanus* and *Fucus* in the control at the least exposed area was always low (means below graph) and were not plotted to reduce confusion. At the exposed area, *Mytilus* reaches structural dominance within seven months. At the intermediate area *Fucus vesiculosus* reaches structural dominance within one year. At the protected area, structural dominance has not been reached; *Ascophyllum* is still very scarce and canopy cover by *Fucus* is less than 50%.

other events have influenced these results. A prominent one was the failure of *Balanus* to settle at the intermediate area (Grindstone Neck, Fig. 3). Although this may have some influence on the rate of recovery, the probable effect will be to increase rather than to decrease the return of *Fucus*. Jane Menge (1975) has found that furoid algae settlement and survival are enhanced by a substratum of *Balanus* because the microspatial heterogeneity of a dense patch of barnacles provides a refuge for these algae from herbivores (periwinkles). Thus, *Fucus* abundance at this area would be supplemented by settlement and growth of barnacles coupled with a relatively small population of periwinkles.

In contrast, periwinkles are very dense at the protected area (unpublished data). If herbivores are excluded, *Fucus* will occupy 100% of the canopy space within six months (J. Menge, 1975). Hence the rate of increase in *Fucus*, and perhaps *Ascophyllum*, abundance at the protected area is undoubtedly slowed by herbivory. Thus, herbivores have a major influence on apparent community resilience.

At all intermediate and protected areas examined (B. Menge, 1976), predator exclusion usually results in rapid monopolization of space by *Mytilus* (e.g. Fig. 2, exposed results in Fig. 3). Once *Mytilus* occupies most primary space, survival of adult *Fucus* declines and settlement of both fucoids rarely occurs, since *Mytilus* both outcompetes already established *Fucus* (at least) (J. Menge, 1975, B. Menge, 1976) and probably also filters their gametes from the water column, preventing recruitment (Dayton, 1973; J. Menge, 1975). Thus the global stability characteristics of a system can result from a complex of biological and physical factors.

These experiments on adjustment stability tend to support the belief that communities in relatively benign habitats are more persistent, but less resilient than are communities in relatively rigorous habitats. If this is generally true, then the next step is to learn what factors account for such differences in community dynamics. The above results, with the following outlines of life histories of key component species, suggest that community stability is a function of (1) the particular mix of life history strategies possessed by the structurally and functionally dominant species, and (2) the relative intensity of biological interactions, especially consumer-prey interactions.

#### Life Histories, Biological Interactions, and Community Stability

In the New England systems considered above, the structurally dominant species are increasingly longevous.

Summarizing unpublished data and observations, *Mytilus*, *Balanus*, and a large proportion of other species commonly occurring at exposed areas (e.g. ephemeral algae) are relatively short-lived and evidently can mature within two years and perhaps as quickly as one year. Settlement success of these species is usually high. Thus, exposed, *Mytilus*-dominated communities are characterized by a high degree of opportunism.

At intermediate areas, *Fucus vesiculosus* thalli seem to persist for periods on the order of five to ten years (*Fucus* has great perennation abilities and may actually be near-immortal). Recruitment of *Fucus vesiculosus* occurs continuously from spring through autumn (J. Menge 1975, personal observations). On the average, this species seems longer-lived than *Mytilus*.

At protected areas, *Ascophyllum* is apparently very long-lived, perhaps up to fifteen years (Vadas, personal communication, personal observations). This alga has poor recruitment success, even when herbivores are excluded. Finally, its perennation abilities appear far inferior to those of *Fucus vesiculosus*. Hence the relative degree of opportunism of the structurally dominant species declines and their longevity increases with a decline in environmental rigor. Subjectively, relatively many species characteristic of *Ascophyllum*-dominated communities appear more longevous than species in more rigorous New England intertidal communities.

The idea that life histories have a major effect on the apparent resilience properties of a community is supported by current reinterpretations of succession theory (Connell, 1972; Drury and Nisbet, 1973; Horn, 1974; Keever, 1950). These authors consider that secondary succession, which might be defined as the collection of processes occurring when a community is rebounding or redeveloping from a disturbance ("resilience processes"), is more influenced by life histories of the component species than by habitat alteration and a rigid, serial replacement of species. Basically the successional sequence is viewed to be determined by different dispersal, settlement, growth and competitive abilities of the species in the sequence. An early species may be early because it is more opportunistic than a late one and not because a late one cannot tolerate the physical environment in the initial stages of succession. The actual replacement of a species by another is suggested to be regulated in part by interspecific competition. In addition, my experiments and those of J. Menge (1975) suggest that consumer-prey interactions can be exceedingly important in determining (1) the rate of return to the predisturbance state, and (2) the state the system returns to after disturbance. Thus, in the absence of



predators a totally different state is reached (e.g. Figs. 2, 3). The presence of predators may also influence the recruitment success of fucoids by preying on the barnacles and changing the availability of micro-refugia (J. Menge 1975, see above). Further, herbivores probably slow the return to a pre-disturbance state by preying on the young of the structural dominants (J. Menge, 1975; see above). To summarize, decreasing community resilience with increasing environmental stability may be a function of (1) life history differences of major component species, (2) competitive interactions, and (3) increasingly intense effects of consumers on their prey. Hence, the fragility of these systems may well be a function of their organizational complexity (e.g. Horn, 1974, May, 1973).

#### DISCUSSION

One of the delights of nature is its endless variety; an equally satisfying and delightful feature is the apparent arrangement of this variety into clusters of recognizable, repeated patterns. The task of ecologists and evolutionists is to determine whether or not the mechanisms behind this repetition also fall into recognizable, repeated patterns. A particularly critical problem is to determine how widely operational are organizational mechanisms such as those discussed in this paper. I feel the results obtained in rocky intertidal systems have a much broader application than many ecologists suspect. This opinion is clearly and reassuringly shared by others (e.g. Connell, 1975b; Dayton, 1975; Hall, *et al.*, 1970; Paine, 1974). Nonetheless much more community-oriented, experimentally-based field research in a variety of terrestrial and aquatic habitats in environments of varying rigor is necessary to resolve the issue. A particularly relevant, very recent result is that in certain tropical marine subtidal communities, the organizational effects of competition seem to operate in a somewhat different manner (Jackson and Buss, 1975) than in temperate intertidal systems. These workers suggest that the observed high diversity in cryptic communities (which are rarely affected by predation) is a result of competitive "networks" (A outcompetes B which outcompetes C, but C outcompetes A) rather than the better known competitive hierarchies (A outcompetes B and C, B outcompetes C, C outcompetes no one) found in intertidal systems. In other words, competitive exclusions are much less likely to lead to monopolization by a single species in these cryptic communities than in intertidal communities.

It thus appears that much understanding of broad

patterns of community structure and behavior can be achieved by an experimentally based understanding of both the short-term and long-term consequences of interactions between species. Patterns of community structure (e.g. species diversity, distributional patterns, relative abundances, and productivity) and community behavior (e.g. resilience, persistence) are all greatly affected by predator-prey and competitive interactions acting within the constraints applied by characteristics of the physical environment.

#### *Acknowledgements*

I thank M. Rex and J. Menge for providing constructive criticism on the manuscript. Field assistance and collaboration has been provided by numerous people; chief among these are S. Garrity, C. Hibbard, and students in the Population Biology class at the University of Massachusetts. Research support was provided by NSF grants numbers GA 35617 and DES72-01578 A01.

## REFERENCES

- Connell, J. H. 1961a. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.*, 31: 61-104.
- Connell, J. H. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40: 49-78.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.*, (Oosterbeek, 1970): 298-312.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 169-192.
- Connell, J. H. 1975a. Field experiments in marine ecology. *Experimental Marine Biology*, pp. 21-54, ed. by R. Mariscal. San Francisco: Academic Press.
- Connell, J. H. 1975b. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. *Ecology and Evolution of Communities*, ed. by M. L. Cody and J. M. Diamond. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press. 624 pp.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41: 351-389.
- Dayton, P. K. 1973. Dispersion, dispersal, and persistence of the annual intertidal alga, *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. *Ecology*, 54: 433-438.
- Dayton, P. K. 1975a. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.*, 45: 137-159.
- Dayton, P. K. 1975b. Experimental studies of algal canopy interactions in a sea otter-dominated kelp community at Amchitka Island, Alaska. *Fish. Bull.*, 73: 230-237.



- Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R.T., and Dayton, L. B. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. Monogr.*, 44: 105-128.
- Drury, W. H., and Nisbet, I. C. T. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum*, 54: 331-368.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Methuen and Co. 181 pp.
- Frank, P. W. 1968. Life histories and community stability. *Ecology*, 49: 355-357.
- Futuyma, D. J. 1973. Community structure and stability in constant environments. *Amer. Nat.*, 107: 443-446.
- Hall, D. J., Cooper, W. E., and Werner, E. E. 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 839-928.
- Harger, J. R. E. 1970. The effect of species composition on the survival of mixed populations of the sea mussels *Mytilus californianus* and *Mytilus edulis*. *Veliger*, 13: 147-152.
- Haven, S. B. 1973. Competition for food between the intertidal gastropods *Acmaea scabra* and *Acmaea digitalis*. *Ecology*, 54: 143-151.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 1-23.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 25-37.
- Hurd, L. E., Mellinger, M. V., Wolf, L. L., and McNaughton, S. J. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, 173: 1134-1136.
- Hurd, L. E. and Wolf, L. L. 1975. Stability in relation to nutrient enrichment in arthropod consumers of old field successional ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 44: 465-482.
- Jackson, J. B. C. 1972. The ecology of molluscs of *Thalassia* communities, Jamaica, West Indies. II. Molluscan population variation along an environmental stress gradient. *Mar. Biol.*, 14: 304-337.
- Jackson, J. B. C. and Buss, L. W. 1975. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* (in press).

- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.*, 104: 501-528.
- Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 20: 229-250.
- Kohn, A. J. 1971. Diversity, utilization of resources, and adaptive radiation in shallow-water marine invertebrates of tropical oceanic islands. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 332-348.
- Leigh, E. G. 1965. On the relation between productivity, diversity, and stability of a community. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, 53: 777-783.
- Lewontin, R. C. 1969. The meaning of stability. *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Brookhaven Symposium in Biology, no. 22). pp. 13-24, ed. by G. M. Woodwell and H. H. Smith.
- MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Nat.*, 98: 387-397.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.*, 1: 19-30.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper and Row. 269 pp.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography* (Monograph in Population Biology, no. 1). Princeton, N. J.: Princeton Univ. Press. 205 pp.
- Margalef, R. 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Diversity and stability in ecological systems* (Brookhaven Symposium in Biology, no. 22), pp. 25-37, ed. by G. M. Woodwell and H. H. Smith.
- May, R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems* (Monograph in Population Biology, no. 6). Princeton, N. J.: Princeton Univ. Press. 235 pp.
- Menge, B. A. 1972a. Foraging strategy of a starfish in relation to actual prey availability and environmental predictability. *Ecol. Monogr.*, 42: 25-50.
- Menge, B. A. 1972b. Competition for food between two intertidal starfish and its effect on body size and feeding. *Ecology*, 53: 635-644.
- Menge, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. (ms. submitted to

*Ecol. Monogr.*)

- Menge, B. A. and Sutherland, J. P. 1975. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.*, 110 (in press).
- Menge, J. L. 1975. Effect of herbivores on community structure of the New England rocky intertidal region: distribution, abundance, and diversity of algae. Ph.D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Mass. 164 pp.
- Menge, J. L. and Menge, B. A. 1974. Role of resource allocation, aggression and spatial heterogeneity in coexistence in two competing intertidal starfish. *Ecol. Monogr.*, 44: 189-209.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100: 65-75.
- Paine, R. T. 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, 52: 1096-1106.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: 93-120.
- Peterson, C. H. 1975a. Space utilization and community organization in two New Jersey intertidal systems. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 56: 47 (abstract).
- Peterson, C. H. 1975b. Stability of species and of community for the benthos of two lagoons. *Ecology*, 56: 958-965.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Nat.*, 100: 33-46.
- Pianka, E. R. 1974. *Evolutionary Ecology*. New York: Harper and Row. 356 pp.
- Reynoldson, T. B. and Bellamy, L. S. 1971. The establishment of interspecific competition in field populations, with an example of competition in action between *Polycelis nigra* (Mull.) and *P. tenuis* (Ijima) (Turbellaria, Tricladida). *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.*, (Oosterbeek, 1970): 282-297.
- Ricklefs, R. 1973. *Ecology*. Portland, Ore.: Chiron Press, Inc. 861 pp.



- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 317-350.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102: 243-282.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Schroder, G. D. and Rosenzweig, M. L. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami*. *Oecologia*, 19: 1-28.
- Sutherland, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.*, 108: 859-873.
- Woodin, S. A. 1974. Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. *Ecol. Monogr.*, 44: 171-187.
- Woodwell, G. M. and Smith, H. H. (eds.). 1969. *Diversity and stability in ecological systems* (Brookhaven Symposium in Biology, no. 22). 264 pp.

AD-A039 888

OFFICE OF NAVAL RESEARCH ARLINGTON VA  
ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES U.S.--U.S.S.R. COOPERATIVE PROGR--ETC(U)  
APR 77 J D COSTLOW

F/G 8/1

UNCLASSIFIED

NL

3 of 5

ADA039 888



FOULING ON ARTIFICIAL SUBSTRATES  
AS A MEANS OF INCREASING THE PRODUCTIVITY  
OF NATURAL MARINE ECOSYSTEMS

A. N. Golikov and O. A. Scarlato  
Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR  
Leningrad, USSR

Careful inquiry into the question of artificial augmentation of productivity in natural marine ecosystems appears to be one of the most vital theoretical and practical problems of modern hydrobiological research. The intensification of the fishery of economically valuable species, ordinarily playing the leading role in ecosystems, has resulted in a frequently most disastrous and alarming decrease in the number of local populations, causing in turn, a disturbance in the energetic balance within the ecosystems and occasionally even a complete extinction of useful species under certain conditions.

It is manifest that scientific regulation of fishery and certain protective measures cannot alone satisfy the growing necessities of the world population. Therefore, an organization of the mariculture of valuable species, helping to increase the productivity of pragmatically important ecosystems, seems to be a possible solution for the problem.

Numerous research works on the primary production of the sea testify to the fact that in many regions of the World Ocean, a quantity of organic substance is produced, which is sufficient to guarantee abundant development of heterotrophic organisms. The greater part of organic substance is being produced in the upper region of the shelf at the depth of 20-30 meters, where approximately 90% of the whole macrobenthic mass on the shelf is being formed (Golikov, Averintzev, Scarlato, 1974; and others). Ecosystems of temperate waters play a most important part in the bioenergetic structure of the World Ocean. The leading place in the majority of these ecosystems is occupied by bioms of macrophytes, which through their abundance (100 kg/m<sup>2</sup> in certain areas) and through their rapid rate of production can cover the deficiency in primary production both in the low-lying aphotic zones and in the high arctic and antarctic



waters. Also contributing to this are the maximal proficiency and long duration of the development of phytoplankton in the neretic zones of temperate waters. Macrophytes appear to be the most important source supplying the organic substance in the sea (Petersen, Boysen-Jensen, 1911; Mann, 1972; and others). Only a small part of the enormously large biomass, consisting of algae and sea grass, is utilized by local phytophages, while its greater part becomes disintegrated, dissolved, transformed into suspensions and carried away by seastreams to form trophic chains of organisms in remote regions. Furthermore, in mobile neretic waters of temperate latitudes, a sufficient quantity of biogenetic elements can, as a rule, be found. All of these factors favor a most luxurious development of plankton in waters covering the shelf at the period of vegetation and offer a wealth of food for plankton larvae of benthic animals. Accordingly, on the grounds of literary data and our personal investigations (Golikov, Scarlato, 1969), it can be conjectured that the food factor does not limit the number of trade organisms at the plankton phase of ontogenesis. The spawning period of the majority of trade species occurs simultaneously with the extensive development of phytoplankton and the appearance of a sufficient amount of small plankton animals.

The number of planktonophagous predators in neretic waters is small, compared to the great number of larvae of benthic animals. Therefore, in many neretic regions the presence of predators also does not limit the quantity of meroplankton.

The lack of suitable substrates for the settling of young under other favorable conditions appears to be a more important factor, actually limiting the quantitative development of species with a plankton phase in ontogenesis. Larvae of many benthic species, including trade species, in the early post-larval stages of ontogenesis, need a quite definite substrate for their settling and successful development.

Thus, for example, larvae of food molluscs *Mytilus edulis*, *Patinopecten yessoensis*, and others, settle on the algal foliage and on the leaves of the sea grass (a thread-like substrate), and oyster larvae on a hard substrate of light color, etc. Substrates of this type form a narrow line along the coastal region alone. In addition, the successful progress of larval metamorphosis may be impeded by other physico-chemical factors or by inappropriate biotic surroundings, even if there are considerable areas with suitable substrates. Due to both of these facts, a large mass of larvae may slow down its metamorphosis and perish, even if it has succeeded under unfavorable conditions.

Under conditions favorable for the settling and

development of the young in small districts, surrounded by large areas of unfavorable physico-chemical environment, there can be observed an augmented abundance of life. This phenomenon, known in science as the "refuge-effect," calls forth an enormous concentration of life in the coral reefs, surrounded by vast areas of oligotrophic tropic waters (Golikov *et al.*, 1973).

The presence on the shelf of adult individuals belonging to the same species has proven to be an important factor, stimulating the settling of the larvae of the species which then form aggregations.

The positive chemotaxis of larvae to substances secreted by adult specimens of the same species (Allee, 1931; and others) is most important in some cases, while in other cases, the chromo-orientation of larvae to the background, coinciding in color with parental individuals, is of greater importance (Thorson, 1964; and others).

The number of young which have started the imaginal phase of life in natural ecosystems is considerably reduced by predators. Thus, the young of the food - bivalve molluscs - which have begun their bottom life, thanks to their small size and relative defenselessness, are devoured in great numbers by the benthos-feeding predators, particularly by starfish.

The "refuge-effect," caused by arranging artificial substrates in districts with other favorable physico-chemical conditions for the settling and development of the young, together with measures directed toward the protection of the growing young from predators, may create conditions favorable for a considerable increase in productivity of marine fishery regions. Thus, study of the process of formation of epibioses on natural or artificial substrates has essential pragmatic significance, as well as theoretical interest for knowledge of the regularities of biological successions.

To study the above problem we have undertaken a series of experiments in the Possjet Bay, Sea of Japan; we arranged artificial substrates to learn both the process of succession development in these waters and the settling and growth conditions of the young belonging to fishery species.

Collectors - anchored rafts with substitutes of natural substrates suspended from them (cotton and capron nets, sizal and jute ropes, bunches of birch bezoms, shells of *Patinopecten yessoensis* and *Crenomytilus grayanus* strung on a cord) - were placed during May, 1965, in half-protected bays and in relatively open parts of the Possjet Bay.

We continued our observations until the next summer; they are now being conducted by the scientific workers of the Pacific Institute of Fishery and Oceanography and of the Institute of Marine Biology of the Academy of Sciences of

the USSR in Vladivostok. As we have learned from our observations, fouling on artificial substrates began almost immediately when they were placed underwater. At first, a bacterial pellicle developed on the substrates, then flocks of detritus began to appear. The substrates were then populated by numerous infusoria and later by populations of bottom Diatomea of extraordinary density. In the beginning of June, organisms of meiofauna pervaded the collectors and algal growth appeared. Of all the organisms of meiobenthos, Harpacticoida came in greatest quantity, so that the number of their individuals reached the hundreds of thousands per  $1 \text{ m}^2$  of substrate surface toward the middle of June. The organisms of meiobenthos were followed by larvae of macrobenthic organisms, which began to succeed and settle on artificial substrates in large numbers and, due to their rapid growth, soon took the leading place in the growing biocenoses by their biomass. A similar order of development is followed by fouling epibioses on artificial substrates in other regions of the Sea of Japan (Gorin, 1969), in the Mediterranean Sea (Taramelli, Chimenz, 1966; Sentz-Braconnot, 1966; and others), in the Black Sea (Dolgopolskaya, Braiko, 1974; and others), in the Baltic Sea (Arndt, *et al.*, 1974; Scheibel, 1974; and others), in the North Sea (Persoone, 1971; and others), and in Messina Bay (Gorbenko, 1968; and others), etc. It seems therefore, reasonable to assume that the substitution of large taxonomic groups in the process of succession of fouling epibioses on substrates isolated from the ground follows a general rule which is independent of the special peculiarities of environment in each region. Only the dates and rate of successions are noticeably different.

In the northern hemisphere, the rate of development of fouling biocenoses reaches its maximum in late spring, summer, and early autumn, and diminishes abruptly in winter.

In latitudes further north and with lower salinity, the process of succession is slower and less variegated than in southern regions (Meadows, 1969; and others).

In most cases, after a short period of succession, large macrobenthic organisms approach the substrates, depending upon the water (mostly sestonophages and filtrators, more seldom - algae).

The systematic affinity of the dominant species is determined by organisms which play the leading role in the aquatorium. In most regions, the dominant role in the fouling biocenoses is taken either by Spongia (Taramelli, Chimenz, 1966; and others) or by Cirripedia (Turpaeva, 1967; Bagirov, 1968; Long, 1972; Gorin, Murachvery, 1973; and others), Hydrozoa (Kuznetzova, 1967; and others), Algae (Zavodnik, Igić, 1968; and others) or Bivalvia (Kuznetzova, Zevina, 1967) which have won the competition among different



life forms for their place on the substrate.

In our experiments, species of Gastropoda maintained their predominance on collectors of different types. They seized this position soon after the meiofauna had developed and kept it until the end of June; then in the first half of July, the gastropods were followed by species of Bivalvia, which played the leading role in the fouling biocenoses from that time until the end of the experiment. This position of dominant species in our experiments corresponds to the climacteric state of a series of epibioses on natural substrates in the Possjet Bay.

A successive change of the dominant position in growing epibioses of different large phylogenetic groups, determined by the season of the year or by the phase in the development of fouling epibioses, was observed by other authors as well (Kuznetzova, 1967; Gorin, Murachvery, 1973; Chimenz, *et al.*, 1974; and others). It is typical that in our experiments the larvae of Gastropoda had the quantitative predominance in the plankton at first, but were then succeeded by Bivalvia.

Considering that the period (temperature) of spawning of each biogeographic group of species is determined, the change in the predominance of large taxonomic groups both in the plankton and in the process of succession of fouling epibioses may be caused either by a stronger development of a certain definite biogeographic group of species in each of the taxons, or by a different time of larval development in the plankton, determined by their morphological peculiarities, or by both of these factors.

In the Possjet Bay, we observed that the spawning of species of different biogeographic and phylogenetic groups took place in the following order. In the last ten days of May, when the water temperature reached +10-+12°C, there began a massive spawning of many low boreal species, including such trade species of Bivalvia as *Patinopecten yessoensis*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus difficilis*, *Spisula sachalinensis*, and others. By that time, larvae of a less warm water species of Gastropoda, *Ephera turrita*, dominated in the meroplankton. Larvae of *Mytilus edulis*, which later became most abundant, were also found in the plankton. In the second half of June, larvae of the above-cited low boreal species of Bivalvia began to dominate in the meroplankton. At the end of June and beginning of July, when the water temperature reached +18-+19°C, species subtropic by origin began spawning, including such food organisms as the trepang, *Stichopus japonicus*, and the oyster, *Crassostrea gigas*. At the end of July and in August, larvae of these species began to dominate in the meroplankton.

The change in the number of species with succession in the fouling biocenoses has a regular, undulating, wave-like

character.

In protected and open bays, the succession of changes in the number of species proves to be comparable; but in the former, which are well-warmed in summer, these changes proceed at a greater rate and are more marked (Fig. 1 A,B). The variability of the number of species on different substrates is also of a wider range in protected bays than in open bays. The greater number of species, both in protected bays (10 species per 1 m<sup>2</sup> of substrate surface) and in open bays (17 species per 1 m<sup>2</sup> of substrate surface), settles on the cotton nets. In June, the number of species increases due at first to the growth of meiofauna, and then due to the appearance of the young Polychaeta, Amphipoda and such low boreal species of Gastropoda as *Ephera turrita*, *Homalopoma sangarense*, *Alaba vladivostokensis*, *Setia ornata*, and others. By the beginning of July, in protected bays (and after a week, also in open bays) the number of species on collectors is being reduced due to elimination and migration; in the second half of July, however, the diversity of species again increases due to the settling on the collectors of larvae of a series of Bivalvia, Hydrozoa and Bryozoa from the order of Cheilostomata. At that period of time, at first in protected bays and then approximately two weeks later in less protected open bays, side by side with larvae of *Mytilus edulis* and *Musculista senhousia*, which were still settling, larvae of *Patinopecten yessoensis* settled on the thread-like substrates (nets, ropes). At the beginning of August, larvae of *Crassostrea gigas* settled on the vacant shells of the light-colored background. The next stage in the marked decrease in the number of species of successors occurred by the end of August due partly to a rapid growth of the young of large bivalve molluscs and to the reduction of free areas in the collectors.

In September, as a result of both the autumnal peak in the spawning of a series of species and the settling on the collectors by the young of such warm water species as *Chlamys farreri nipponensis*, and due to the fact that the surface of the shells of adult Bivalvia had been used as secondary substrates, there occurred another fresh increase in the number of species. A rapid temperature drop in autumn caused a fresh reduction in the number of species on artificial substrates.

As is obvious from the above data, no stabilization in the number of species within the restricted area of the collectors is observed while succession is in progress, which could have been expected from the MacArthur-Wilson model of the population of small isolated islands. From our point of view, the lack of stabilization results from the extensive variability in environmental conditions in the upper layer of temperate waters, and from the increase of inter-specific

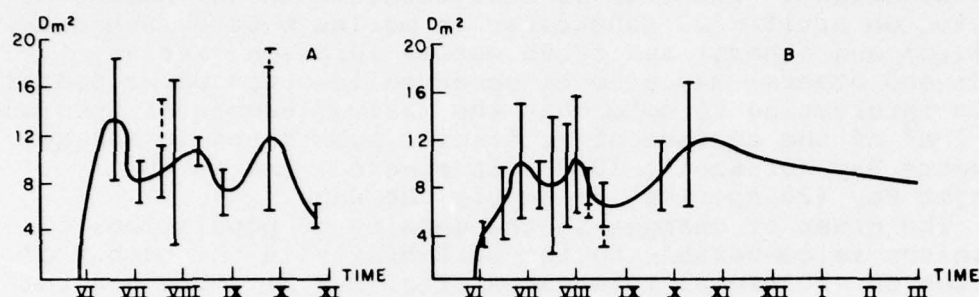


Fig. 1. The change in the number of species on artificial substrates according to the time of their exposition. A - in protected bays, B - in open bays. The ordinate shows the average number of species on 1 m<sup>2</sup> of artificial substrate, and the abscissa shows the time of exposition of the substrates (months). The vertical lines show the variability in the number of species on different types of substrates.

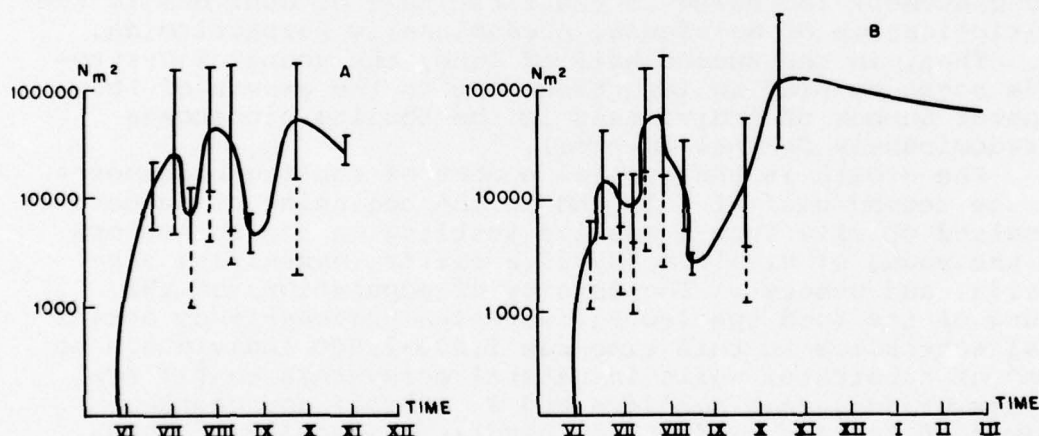


Fig. 2. The change in density of populations of organisms on artificial substrates according to the time of their exposition. A - in protected bays, B - in open bays. The ordinate shows the average density of populations of organisms (N) per 1 m<sup>2</sup> of substrate surface (logarithmic scale), and the abscissa shows the time of exposition of the substrates (months). The vertical lines show the variability in the number of individuals on different types of substrates.



competition for habitation areas on the restricted area of the collectors. The lack of stabilization in the number of species on artificial substrates in marine waters (Schoener, 1974a,b; and others) and fresh waters (Dickson, Carins, 1972; and others) may also be observed in other water bodies. It is interesting to note that the maximal number of species per 1 m<sup>2</sup> of the surface of artificial substrates in Massachusetts Bay (Driscoll, 1968 - 16 species) and in the Possjet Bay (20 species) is nearly the same.

The order of changes in the density of populations of organisms is comparable to the variability in the number of species on artificial substrates (Fig. 2 A,B). The greatest variability in the number of individuals on different types of substrates (as well as the greatest number of species) can be observed at periods when the general number of organisms is being increased. The maximal density of populations (exceeding 200 thousand specimens per 1 m<sup>2</sup> of substrate surface) was observed on the surface of vacant shells of *Patinopecten yessoensis* and *Crenomytilus grayanus* at the beginning of July and August. The number of organisms in the first stages of succession of the fouling biocenoses (not taking into account a large number of bacteria, infusoria and diatoms) increased in the first half of June due to the multiplication of meiofauna, predominantly Harpacticoida.

Then, in the second half of June, the young of Gastropoda began to play an important part in the growth of the general number of individuals in the fouling biocenoses (predominantly *Ephera turrita*).

The growth in the general number of fouling biocenoses in the second half of July and in the beginning of August resulted chiefly from a massive settling on the collectors of the young of Bivalvia (*Mytilus edulis*, *Musculista senhousia*, and others). The density of populations of the young of the food species *Patinopecten yessoensis* on artificial substrates at this time was 1,000-2,000 individuals per 1 m<sup>2</sup> of substrate, while in natural ecosystems on filial layers of *Sargassum pallidum* and *S. miyabei* and on the leaves of *Zostera marina*, the population density of this species amounted to 7-15 specimens per 1 m<sup>2</sup> (Golikov, Scarlato, 1970).

After intensive elimination of specimens at the end of summer, caused both by the fact that a series of species abandoned the fouling biocenoses (including the young of *Patinopecten yessoensis*, which have begun their bottom mode of life) and by the fact that the number of other species has decreased, the density of populations on the collectors is once more greatly increased. This increase in number is caused by the settling of the young of these species, which are spawning at the end of summer and in autumn, and by the forthcoming of additional ecological niches, due to the

rapid growth of background-forming species of bivalve molluscs, which began to play the part of fouling biocenoses.

The specific diversity in fouling biocenoses, calculated as the ratio of the number of species (D) per density of populations (N) per 1 m<sup>2</sup> of the surface of the collectors, corresponds to the 3 phases of succession of these biocenoses, reflecting the change in the specific number and general number of individuals with the growing succession (Fig. 3 A,B). Due to the fact that the index of specific diversity is inversely proportional to the density of specific populations, (whether calculated by the Shannon-Weiner method or by a simpler method, such as the ratio of the number of species per number of individuals; the ratio D/N has the same biological value and reflects the same successive changes as the informational index of Shannon-Weiner), the maximal specific diversity can be observed during periods when the general number of organisms is being reduced in the collectors.

It is assumed that the increase in specific diversity testifies to a certain complication in the system, the fact that the system has achieved a relative stability. Indeed, the maximal specific diversity, observed in the first half of June, corresponded to the greatest development of biocenoses, where the gastropods prevailed (predominantly *Ephera turrita*).

The collapse and destruction of these biocenoses, caused by the fact that the leading role in the biomass of the fouling biocenoses was seized by Bivalvia, resulted in the reduction of specific diversity. The development of biocenoses with *Patinopecten yessoensis* dominant in some regions and *Musculista senhousia* in others, stimulated the growth of specific diversity, which was then followed by a reduction in the general density of populations and a decrease in biomass of the biocenoses (Fig. 4 A,B). The disturbance of stability in these biocenoses at the end of July and beginning of August, caused by the settling on the collectors of species subtropic in origin, resulted in a fresh reduction in specific diversity, while the general biomass and number of individuals in biocenoses were being augmented.

Toward the end of August, the process of succession of the young to the collectors was being halted; the general number of individuals and the biomass of fouling biocenoses was reduced by migration (for example, migration of the young of *Patinopecten yessoensis*) and elimination of individuals of a series of species; and there seemed to occur a temporary stabilization of the structure of fouling biocenoses with the predominance (by biomass) of *Crassostrea gigas* in some districts and *Mytilus edulis*, Algae, Hydrozoa or Bryozoa in others.

The autumnal peak of spawning of a series of

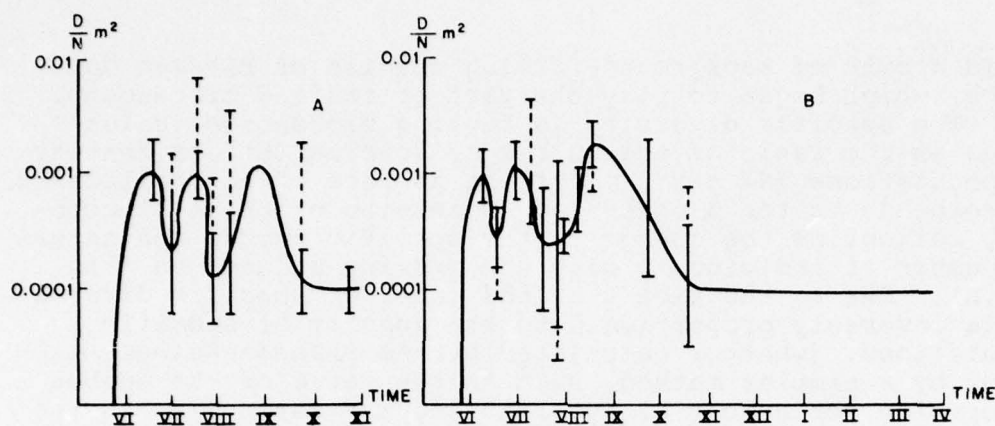


Fig. 3. The change in specific diversity of fouling biocenoses. The ordinate shows the ratio of the number of species per number of individuals ( $D/N$ ) per  $1 \text{ m}^2$  of substrate surface (logarithmic scale), and the abscissa shows the time of the exposition of substrates (months). The vertical lines show the variability in the specific diversity on different types of substrates.

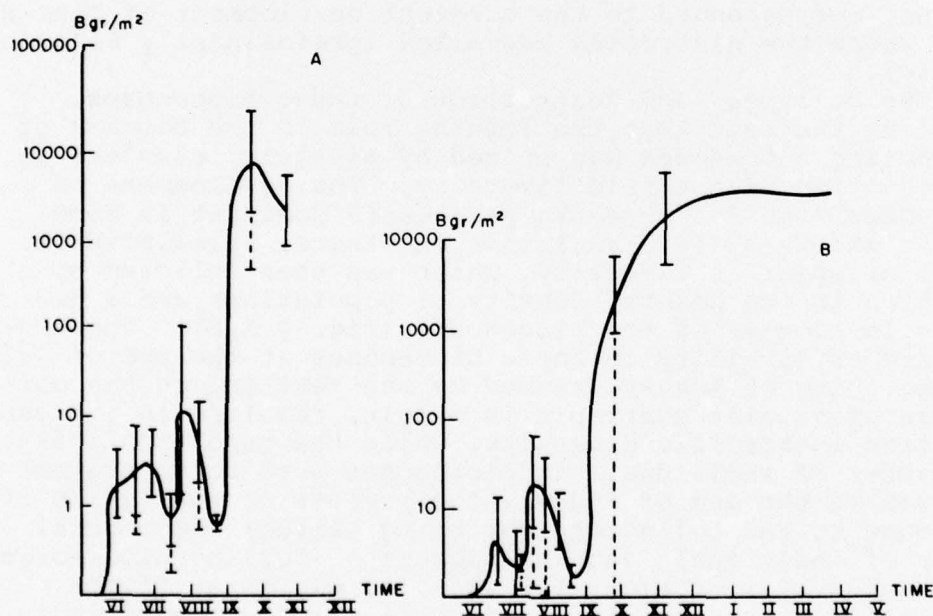


Fig. 4. The change in biomass of biocenoses on artificial substrates according to the time of their exposition. The ordinate shows the average biomass of biocenoses ( $B$ ) per  $1 \text{ m}^2$  of substrate surface (logarithmic scale), and the abscissa shows the time of exposition of substrates (months). The vertical lines show the variability in biomass on different types of substrates.



predominantly widely distributed boreal species and the succession of their young on the collectors, as well as a rapid growth of the young of food bivalve molluscs, caused a new increase in the number of individuals and in the biomass of biocenoses and a decrease of their specific diversity to an experimentally minimum value. A drop in water temperature in autumn (which came more suddenly in protected shallow bays than in deep open bays) caused the cessation of settling of young on the collectors, an abrupt retardation of biological processes and the stabilization of specific diversity at a new reduced level.

The index of specific diversity, estimated by the Shannon-Wiener method, ranged from 0.5 to 2.1 information beats on the collectors, which is evidence of important changes in the number of species and the density of populations of organisms in fouling biocenoses during succession.

The rapid growth of biomass in fouling biocenoses during the last stages of succession is very extensive (Fig. 4 A,B). It is chiefly due to a swift linear and weight growth of food species of Bivalvia, whose individuals grow to an exceedingly large size. Thus, the shell height of young *Patinopecten yessoensis* increased in 3 months so that it became 20-30 mm long; the young of *Mytilus edulis* in 3-4 months toward the cold period grew a shell of similar height, while the shell of the young of *Crassostrea gigas* grew to 60 mm in height in less than 3 months on the collectors; and in 6 months on the collectors there were individuals of the latter species with a shell of 70-100 mm in height and with a well-developed and mature looking muscle. The biomass of *Mytilus edulis* on the suspended bunch of besoms in open bays, more suitable for the rearing of this species, was more than 42 kg per 1 m<sup>2</sup> of the surface of the fascine, while the young of *Crassostrea gigas* in protected bays, more favorable for the habitation of these species, developed on suspended vacant shells of *Patinopecten yessoensis* a biomass of more than 17 kg per 1 m<sup>2</sup> of the surface of the shells.

On the ground under natural conditions, the biomass of the young of *Mytilus edulis* did not exceed 270 g/m<sup>2</sup>, while the biomass of the young of *Crassostrea gigas* was 850 g/m<sup>2</sup>. Literary data also offer evidence of the fact that the biomass of sessile organisms in epibioses on suspended substrates grows very rapidly and becomes extremely large (Guliksen, 1971; and others).

On substrates in the water layer in other parts of the Sea of Japan, the biomass of *Mytilus edulis* amounts to 41.5 kg/m<sup>2</sup> (Gorin, Boykova, 1975), while in the Barents and the White Sea, it reaches 25 kg/m<sup>2</sup> (Kuznetzova, Zevina, 1967). Near the Kuril Islands, on substrates suspended in the water, biomasses amounting to 22 kg/m<sup>2</sup> (Rudjakova, 1967) are common,

while in the Caspian Sea the biomass of fouling of *Balanus improvisus* and *Mytilaster lineatus* on artificial substrates is 18 kg/m<sup>2</sup> (Bagirov, 1968).

Our data, given above, show that the development of life on artificial substrates has a phase-like character.

The change of biocenoses occurs regularly with the growth of successions of the substrates; species of smaller size yield the leading role in biocenoses to organisms of greater size. During the final stages of succession in regions inhabited by epibionthic food species that have a plankton stage in ontogenesis, these species seize the leading role in fouling biocenoses. Excessively large biomasses, created, for example, by food species of bivalve molluscs on artificial substrates, and the ease of their rearing are factors which give full reason to suppose that the introduction of artificial substrates in neretic waters is one of the simplest ways to increase the useful productivity of coastal marine ecosystems.

# REFERENCES

- Allee, W. 1931. *Animal Aggregation. The Study in General Sociology*. Chicago: Chicago Univ. Press. 433pp.
- Arndt, E. A., Meyer, U., Konzarek, M., Lihmitz, R., and Westendorf, J. 1971. Untersuchungen am Pfalbewuchs vor K lungsborn und Warnem nde in den Jahren 1968-1969. *Wiss. Z. Univ. Rostok Math.-naturwiss. R.*, 20, N1: 7-18.
- Bagirov, R. M. 1968. Quantitative distribution of marine fouling on the western coast of middle and south regions of the Caspian Sea. *Izv. AN Azerb. SSR., Ser. Biol.*, 6, 3-8.
- Chimenz, G. C., Rivosecchi, T. E. 1974. Osservazioni sulle biocenosi inorstanti piastre di eternit immerse a diversa profondita nel norto di Civitavecchia. *Boll. Pesca Piscicoltura e Idriobiol.*, 28,1: 77-100.
- Dolgopolskaya, M. A., and Braiko, V. D. 1974. Importance of fouling organisms in coastal regions of the Black Sea. *Biological Productivity of South Seas*, 81-91. Kiev: Naukova Dumka.
- Dickson, K. L., and Carins, J. R. 1972. The relationship of freshwater macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the MacArthur-Wilson equilibrium model. *Amer. Midland. Nat.*, 88,1: 68-75.
- Driscoll, E. G. 1968. Sublittoral attached epifaunal development in Buzzards Bay, Massachusetts. *Hydrobiologia*, 1-2: 27-32.
- Golikov, A. N., Averintzev, V. G., and Scarlato, O. A. 1974. Some regularities of the distribution of life on the upper parts of the shelf and the role of the temperate waters in bioenergetics of the ocean. *Hydrobiology and Biogeography of the Shelf of the Temperate and Cold Waters of the Ocean*, 133-135. Leningrad: Nauka.
- Golikov, A. N., Krasnov, E. V., Moskalev, L. I., and Naumov, D. V. 1973. Comparative ecological analysis of some biocenoses of the upper parts of island shelves in tropical waters of the western part of the Pacific Ocean. *Okeanologia*, 13,1: 158-172.



- Golikov, A. N., and Scarlato, O. A. 1969. Scientific bases of organization of regulated submarine farms developed by means of light diving technique. *Submarine Investigations*, 60-66. Moscow: Nauka.
- Golikov, A. N., and Scarlato, O. A. 1970. Abundance, dynamics and production properties of edible bivalves *Mizuchopecten yessoensis* and *Spisula sachalinensis* related to the problem of organization of controllable submarine farms at the western shores of the Sea of Japan. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20: 498-513.
- Gorbenko, J. A. 1968. Formation of primary mucous membrane on objects submerged in the sea in the region of the littoral of the Mexican Gulf. *Investigations of Central American Seas*, 2: 112-125. Kiev: Naukova Dumka.
- Gorin, A. N. 1969. Materials on fouling of experimental plates in ports of northwestern region of the Sea of Japan. *Scientific Papers of Inst. of Mar. Biol., Far East Branch of Siberian Dept. of USSR Acad. Sci.*, 1967-1968, 1: 56-59. Vladivostok.
- Gorin, A. N., and Boykova, O. S. 1975. Population dynamics in *Mytilus edulis* from buoy fouling in Peter the Great Bay of the Sea of Japan. *Shelf Biol., Theses of Rept. of All-Union Conf.*, 34-35. Vladivostok.
- Gorin, A. N., and Murachveri, A. M. 1973. Seasonal dynamics of settlements and growth of *Balanus* and *Mytilus* in the Bay of Peter the Great. *Ekologia*, 2: 86-89.
- Gulliksen, B. 1972. Spawning, larval settlement, growth, biomass, and distribution of *Ciona intestinalis* L. (Tunicata) in Borgenfjord, North-Trøndelag, Norway. *Sarsia*, 51: 83-96.
- Kuznetzova, I. A. 1967. Fouling in Dalne Zelenetskaja Bay and test of antifouling cover. *Proc. Oceanol. Inst. USSR Acad. Sci.*, 85: 49-53.
- Kuznetzova, I. A., and Zevina, G. B. 1967. Fouling in regions of constructions of tidal power stations on Barents and White Seas. *Proc. Oceanol. Inst. USSR Acad. Sci.*, 85: 18-28.
- Long, E. R. 1972. Studies of marine fouling and boring off Kodiak Island, Alaska. *Mar. Biol.*, 14,1: 52-57.
- Mann, K. H. 1972. Macrophytes production and detritus food

- chains in coastal waters. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol. Lott. M. Marchi.*, 29: 353-383.
- Meadows, P. S. 1969. Sublittoral fouling communities on northern coasts of Britain. *Hydrobiologia*, 39, 3-4: 273-294.
- Persoone, G. 1971. Ecology of fouling on submerged surfaces in a polluted harbor. *Vie et Milieu*, 22,2: 613-636.
- Petersen, C. G., and Boysen-Jensen, P. 1911. Valuation of the sea, I: animal life of the sea bottom, its food and quantity. *Report of Danish Biol. Station*, XX: 3-79.
- Rudjakova, N. A. 1967. Fouling of ships in the northern part of the Sea of Japan. *Proc. Oceanol. Inst. USSR Acad. Sci.*, 85: 3-17.
- Scheibel, W. 1974. Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic Sea. II. Meiofauna. *Mar. Biol.*, 28,3: 165-168.
- Schoener, A. 1974a. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands. *Amer. Nat.*, 108,964: 715-738.
- Schoener, A. 1974b. Colonization curves for planar marine islands. *Ecology*, 55,4: 818-827.
- Sentz-Braconnot, E. 1966. Données écologiques sur la fixation d'invertébrés sur des plaques immergées dans la rade de Villefranche-sur-mer. *Internat. Rev. ges Hydrobiol.*, 51,3: 461-484.
- Taramelli, E., and Chimenz, C. 1965-1966. Studi sperimentali e sistematici sue "fouling" nel porto di Civitavecchia. *Rend. Accad. naz. XL*, 16-17: 151-187.
- Thorson, G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Orphelia*, 1: 167-208.
- Turpaeva, E. P. 1967. On the problem of interrelations of species in the fouling biocenoses. *Proc. Oceanol. Inst. USSR Acad. Sci.*, 85: 43-48.
- Zavodnik, D., and Igić, L. 1968. Zapazanja o obrastaju okoline Rovinja. *Thalassia Jugosl.*, 4: 55-68.

RELATIONSHIP BETWEEN LOCAL SPECIES DIVERSITY AND ABUNDANCE  
OF HERBIVORES IN THE NEW ENGLAND ROCKY INTERTIDAL COMMUNITY

Jane Lubchenco Menge  
Biological Laboratories  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

The most abundant herbivore in the mid and low littoral zones and in tide pools throughout most of the intertidal region of New England rocky shores is the periwinkle snail *Littorina littorea*. I have experimentally examined the effect this grazer has on algal abundance and diversity in tide pools and on emergent substrata (i.e., rock exposed during low tide) and correlated these results with the herbivore's food preferences as determined in laboratory preference experiments. Field experiments demonstrate that this herbivore controls the abundance and type of algae in high intertidal tide pools. In these pools, the highest species diversity of algae (both  $H'$  and number of species) occurs at intermediate *Littorina* densities. This ditonic relationship between algal species diversity and herbivore density occurs because the snail's preferred food (*Enteromorpha*) is competitively dominant to other algae in tide pool habitats. Moderate grazing allows inferior algal species to persist while intense grazing eliminates most individuals and species.

On emergent substrata (in both the mid (furoid) and the low (*Chondrus* = Irish moss) zones) the herbivore's preferences remain unchanged, but the competitive relationships of the plants are different, presumably because of the different physical environment. On emergent substrata, the preferred plant species are competitively inferior, thus *Littorina*'s grazing decreases algal diversity. On emergent substrata there is a negative linear correlation between algal species diversity ( $H'$  or numbers of species) and *Littorina* density.

Thus, this consumer has markedly different effects on algal diversity in tide pools versus on emergent substrata primarily because the relationship between the consumer's preferences and the competitive relationships of the plants are different in the two habitats. These results may typi-



fy the effects of many generalized consumers: when the competitively dominant species is preferred by the consumer there is a ditonic relationship between prey diversity and consumer density; when the competitively inferior species are preferred, there is an inverse correlation between prey diversity and consumer density.

## HABITAT STRUCTURE, ABUNDANCE AND INTERACTIONS OF PREDATORY CORAL REEF GASTROPODS

Alan J. Kohn  
Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98195

The ultimate goal of this research program is to understand the evolutionary processes that have resulted in the very high biotic diversity of tropical coral reefs in contrast to other marine environments. Genera and families with many co-occurring species contribute importantly to this high diversity. The proximate goals of the research are to understand (1) how species with similar environmental requirements use resources in stable, many-species assemblages, and (2) what environmental factors most strongly influence species diversity and abundance.

This presentation will briefly review the first problem and concentrate on the second, with emphasis on the large and conspicuous model genus *Conus*. To determine how similarly co-occurring congeneric species use resources, ecological characteristics of all species are compared in all possible pair combinations. In general, (1) many species pairs do not overlap at all in either food or microhabitat utilization; (2) diets are rarely as similar as microhabitats; (3) species utilizing similar microhabitats have low or no food overlap; (4) species with similar diets have low microhabitat overlap values ( $C\lambda = 0.2$ ); (5) there are some exceptions to the above; (6) at least some of these differences also characterize predatory gastropods similar to *Conus* in size and population density but belonging to the families Muricidae and Mitridae.

The question, what specific attributes of habitats determine species diversity and population density, has been posed in two distinct reef habitat types. In intertidal benches with very low topographic habitat complexity, the presence of refuges from harsh physical conditions, and perhaps from predation, strongly influences population density and species richness of both *Conus* and other predatory gastropods. This has been demonstrated both by correlation analysis and by experimentally increasing habitat complexity

by adding suitable artificial refuges.

Subtidal reef platforms are environments which are topographically more complex, physically more benign, and patchier than intertidal benches. Because many patches are microhabitats unsuitable for predatory gastropods, populations are much less dense, but species diversity is higher. Preliminary analyses indicate that *Conus* population density and species richness are directly related to the proportion of substratum consisting of algal turf binding a thin layer of sand, and inversely related to proportion of living coral cover. Microhabitat selection probably depends both on food availability and avoidance of unsuitable substratum.

The biogenic habitat structure of coral reefs thus profoundly affects the food subwebs in which gastropods are primary carnivores.



MORPHOMETRIC AND ECOLOGICAL DIFFERENCES BETWEEN  
GEOGRAPHICALLY SEPARATED POPULATIONS OF THE GASTROPOD  
*CONUS MILIARIS*

Alan J. Kohn  
Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98195

Throughout most of the tropical Indo-West Pacific region the small predatory gastropod *Conus miliaris* occurs commonly in intertidal and shallow subtidal coral reef habitats, which it typically shares with 4-20 congeneric species. However at Easter Island, the most isolated island in the Pacific Ocean, only *C. miliaris* and a recently discovered and evidently rare species represent the genus. Discovery of a habitat supporting only one of a group of similar species that typically co-occur throughout their geographic range provides the opportunity to seek answers to several questions of broad evolutionary and ecological interest:

1) How does the isolated population differ morphologically from more central populations of the same species, and do such differences suggest the geographic origin of the isolate?

Development of a morphometric model of the *Conus* shell has permitted objective analysis of taxonomically important characters. Shells of Easter Island *C. miliaris* differ significantly from those from two eastern Polynesia locations with respect to 7 of 9 characters; the two Polynesia samples do not differ significantly from each other with respect to any. Analysis of shell color by reflectance spectrophotometry also distinguishes Easter Island *C. miliaris* from those from more central Indo-West Pacific localities. Morphometric analyses of radula teeth revealed no significant differences in tooth proportions between Easter Island samples and those from several central localities, but Easter Island specimens have significantly smaller teeth in proportion to shell length than any of the other populations sampled.

2) Has directional selection acting on a small founding population resulted in ecological displacement in response to environmental challenges different from those in the habitat of the source population?

At Easter Island as elsewhere, *C. miliaris* feeds exclusively on polychaete annelids. However, 7 species of polychaetes eaten rarely or not at all by *C. miliaris* elsewhere comprise 79% of its diet at Easter Island. This supports the hypothesis that *C. miliaris* has been ecologically displaced in response to different available resources at Easter Island.

3) Has the isolated population expanded its ecological characteristics in the absence of congeneric potential competitors?

The depth range of *C. miliaris* at Easter Island is greater, and its diet more diverse, than in more central localities where it occurs with several to many congeners, providing evidence for ecological release.

4) Is any such expansion directed toward resources that the absent congeners would be expected to utilize?

Several polychaete species preyed on by *C. miliaris* at Easter Island but not elsewhere are important components of the diets of other *Conus* species in the central Indo-West Pacific region. This indicates that some of the ecological expansion of *C. miliaris* at Easter Island is directed toward resources that absent congeners would be expected to utilize were they present, or if they should colonize the island in the future.

## THE APPLICATION OF AN EPIBENTHIC COMMUNITY MODEL

Ronald H. Karlson  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

The epibenthic, fouling community at Beaufort, North Carolina, has been under study since the fall of 1970 to the present time. In conjunction with two field studies, one using settling plates and the other using pilings as artificial substrates, a community model was developed to include certain phenomena which are unique to epibenthic communities of sessile organisms. These are stochastic recruitment processes which result in nonuniform spatial patterns in species abundance. The probabilistic nature of settlement site selection within physically homogeneous habitats is most important for those species with low recruitment rates where only a few larvae will successfully settle. Settlement in these cases is highly conditional upon the availability of the appropriate substrate in sufficient quantities. The actual position of the settlement site, relative to the position of the other species in the community, provides another stochastic feature which can influence community structure. The spatial separation of potential substrate competitors can result in time delays in the expression of competitive dominance as well as complete isolation of these competitors.

During execution of the epibenthic community model, stochastic recruitment, by nine species selected from the Beaufort fouling community, was simulated using relative recruitment rates obtained from field data. Settlement sites within a one-dimensional, spatial array were randomly determined. The recruitment and growth rates were both scaled in time and space. Growth along the spatial array, away from the settlement sites, resulted in competitive encounters. Field overgrowth data were used to determine the structure of a competitive hierarchy. Field observations on intensity and selectivity of predation by sea urchins provided the only source of mortality or species elimination from the spatial array.

Simulated experiments were conducted where intensity and selectivity of the predatory disturbance were varied.



In the absence of any predation, the superior competitors (the sponges, *Haliclona* and *Halichondria*, and the solitary tunicate, *Styela*) were most abundant. As generalized predation intensity increased, *Schizoporella* became most prevalent. This encrusting bryozoan had a high recruitment rate and was often observed in the field to settle quickly and monopolize newly submerged settling plates. When the predation process was modified so as to exclude elimination of the hydroid, *Hydractinia*, high predation intensity selectively favored this species. Field studies have indicated that this hydroid is commonly found on pilings where sea urchins have created sufficient primary substrate for *Hydractinia* settlement. *Hydractinia* had a very low recruitment rate and was very rare on undisturbed substrates. In addition, it was usually found to be not susceptible to sea urchin predation on the artificial piling substrates.

This model has provided additional evidence regarding the mechanisms which favor *Hydractinia* in the Beaufort fouling community. It has demonstrated the interrelationships among predation, competition, and recruitment processes in determining community structure. Current plans are to expand the model to two dimensions and then to apply it to other epibenthic communities. This model is uniquely suited to analyze the relative effects of complex competitive relationships (e.g., networks) and the stochastic recruitment processes which have been reported to be important in certain tropical, reef communities.

## MAINTENANCE OF DIVERSITY IN CRYPTIC CORAL REEF COMMUNITIES

J.B.C. Jackson

Department of Earth and Planetary Sciences  
The Johns Hopkins University  
Baltimore, Maryland 21218

Most of the hard substrate surface area of coral reefs lies within crevices and other cavities of the reef framework. The most common of these cryptic substrates on Caribbean fore-reef slopes are the exposed skeletal undersurfaces of foliaceous corals such as *Agaricia*, *Montastrea*, *Mycetophyllia*, and some *Porites*. These substrates support a highly diverse encrusting fauna of some 300-500 species. Sponges, ectoprocts, colonial ascidians, and coralline algae occupy the largest proportion of the available substrate. Free space is almost entirely lacking (maximum 1-5%) and direct competitive interactions for space (interference competition) are intense. Virtually every coral undersurface exhibits numerous examples of overgrowth of some species by others.

Experimental studies on the rocky intertidal shore have demonstrated that, in the absence of disturbance, substrates become dominated by one or a few species. Higher diversity results from the introduction of a disturbance, either in the form of predation or physical processes, which makes free space available for inferior competitors. This model for maintenance of a given level of diversity is dependent on a ranked hierarchy of interference competitive ability (Species A > Species B > Species C and Species A > Species C) coupled with the maximum effects of disturbance operating upon the competitively dominant Species A.

In the cryptic reef system no obvious disturbance agent is apparent, yet the high diversity is maintained. The existence of specific competition mechanisms provides a possible explanation of this alternative community behavior. Preliminary experiments demonstrate the existence of sponge toxins (allelochemicals) capable of halting feeding or causing mortality of ectoprocts. Circumstantial evidence suggests allelochemical interactions exist among all other major colonial animal groups on the reef. Allelochemical effects appear quite specific as no sponge causes mortality

or cessation of feeding in all ectoproct species subjected to the sponge.

Existence of specific competition mechanisms suggests an alternative but complementary model for maintenance of diversity in space-limited systems in the absence of high levels of disturbance. The model requires that interference competitive ability of space-occupying organisms does not follow a simple linear-ranked hierarchy. Such systems may instead be structured by competitive networks (Species A > Species B > Species C but Species C > Species A) as opposed to competitive hierarchies.

The more species and the more numerous and complex the competitive networks of any such system, then the slower will space tend to be occupied by a single competitive dominant, and the less the amount of external disturbance necessary to maintain a given level of diversity within the system. Research this summer has demonstrated that competitive networks are present in both cryptic and exposed reef environments. The major question that now emerges is why are some systems characterized by linear hierarchies and others by networks.



THE IMPORTANCE OF STRUCTURAL HETEROGENEITY  
IN A MARINE INFAUNAL SYSTEM

Sarah Ann Woodin<sup>1</sup>  
Department of Earth & Planetary Sciences  
The Johns Hopkins University  
Baltimore, Maryland 21218

The distribution and abundance of an infaunal assemblage located intertidally (-0.03 m tidal height) in Tom's cove, Assateague Island, Virginia was investigated. Samples were taken monthly from March 1974 to October 1975. The assemblage is dominated numerically and taxonomically by polychaete annelids. The numerically dominant species are members of the families Spionidae (*Spio* spp. and *Streblospio benedicti*), Chaetopteridae (*Spiochaetopterus oculatus*), and Cirratulidae (*Tharyx acutus*). *Diopatra cuprea*, an onuphid polychaete, is the most conspicuous organism due to its size and large epifaunal tube cap. To determine the effect of *Diopatra* on the remainder of the infauna, samples were taken from areas with and without *Diopatra*. The tube cap was sampled separately. The abundance of infauna increases significantly with increases in the abundance of *Diopatra*. Samples taken in a concentric ring design showed that this increase was restricted to the inner 0.01 m<sup>2</sup> x 16 cm sample. To separate the effect of the worm, *Diopatra*, from that of its tube and tube cap, artificial high density (6/0.01 m<sup>2</sup>) *Diopatra* areas were created using a combination of stakes and plastic straws. The straws were bent and placed on stakes in the sediment in 0.01 m<sup>2</sup> areas without *Diopatra*. After 5 months the infaunal abundances in these areas were not significantly different from abundances in natural areas with identical densities of real *Diopatra*. Thus, the effect is due to the presence of the tube, not the worm.

Predator exclosures were used to test the hypothesis that the significant increase in infaunal abundance with the presence of *Diopatra* tubes was due to a reduction in

---

<sup>1</sup>This research was supported in part by NSF Grant no. GA-42611.

predation pressure. No significant differences were observed among infaunal densities in the sideless exclosures, topless exclosures, and control areas. Infaunal abundances increased significantly, however, within the completely enclosed areas relative to densities in the control areas; the differences in density due to presence or absence of *Diopatra* disappeared. This was not true of exclosures that failed to exclude the main predator, *Callinectes sapidus*. The significant increase in infaunal abundances with high densities (6/0.01 m<sup>2</sup>) of *Diopatra cuprea*, then, is due to the presence of the tube, not the worm, and to reductions in predation pressure associated with the presence of the tube.

## STRUCTURE OF TWO SOFT-BOTTOM, ULTRA-ABYSSAL COMMUNITIES

Robert R. Hessler  
Scripps Institution of Oceanography  
La Jolla, California 92093

In the last five years, the deep-sea benthic program at Scripps Institution of Oceanography has had the opportunity of sampling ultra-abyssal sediment ponds in the axes of two trenches: the Aleutian Trench at 7300 meters, and the Philippine Trench at 9600 m. Unlike most programs in the past, we have concentrated on small-scale sampling devices, which emphasize the interactions of individuals rather than populations. While the samples are few, they reveal conditions that are sufficiently clear-cut to warrant discussion.

A 0.25 m<sup>2</sup> box core from the Aleutian Trench displayed a standing crop as high (1272 ind./m<sup>2</sup>) as is found at bathyal depths along continental margins. The species diversity of this sample is very low, much lower than is typical for other deep-sea communities. These features can be explained in terms of food supply and environmental stability, which are factors that have been strongly implicated in the control of deep-sea communities in general. The high standing crop is a result of the high regional productivity of overlying waters. The low diversity is most probably an outcome of the highly unstable sedimentary regime, where frequent seismic activity interacts with a high sedimentation rate to produce sporadic, catastrophic deposition at a rate which is high compared to the recovery time of the community.

The Philippine Trench samples also display low diversity, and sedimentological cores show repeated graded bedding as documentation of the unstable depositional conditions. Here standing crop is much lower, reflecting a lower nutrient input which results either from lower surface productivity or the great depth of water.

The taxonomic composition of the Aleutian Trench sample shows unusual relative abundance of aplacophorans, enteropneusts and echiurids, compared to other deep-sea communities. Echiurids are also unusually abundant in the Philippine Trench. Too little is known of the autecology



of these taxa to explain these relationships.

Baited camera and trap samples from the Philippine Trench show another unusual aspect of taxonomic composition at ultra-abyssal depths. Tremendous numbers of amphipods were attracted to the dead fish used as bait. This stands in contrast to abyssal and bathyal depths, where fish and decapods comprise the major portion of the biomass which is attracted. Once again, there is no ready explanation for this difference. It is always possible that the great hydrostatic pressure has an adverse effect on fish and decapods. However, there is also the possibility that the amphipods have gained a strong selective advantage from a shift in the nature of the food supply.

A COMPARISON OF EAST AND WEST COAST POPULATIONS OF A  
NUDIBRANCH-ANEMONE ASSOCIATION WITH EMPHASIS ON FORAGING  
STRATEGIES AND THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL STABILITY

Larry G. Harris  
Department of Zoology  
University of New Hampshire  
Durham, New Hampshire 02824

The anemone-eating nudibranch *Aeolidia papillosa* is found associated with subtidal populations of the acontiate anemone *Metridium senile* along the Atlantic and Pacific coasts of the United States. There are striking differences in the dynamics of east and west coast populations of *Aeolidia* which in turn influence the population structure of *Metridium*. East coast populations of *A. papillosa* undergo large seasonal fluctuations with high numbers of adult individuals present through the winter and most reproduction occurring in the spring. The decline of *Aeolidia* populations is correlated with increased foraging by crabs and bottom-feeding fishes. *Metridium senile* has an effective defensive response to *Aeolidia* predation in the extrusion of nematocyst-bearing acontia; the defensive response is directly correlated to the damage caused by the attacking nudibranch. Young *Aeolidia* initially attack large anemones and shift to smaller anemones when the response from large anemones becomes too intense. The result of the foraging strategy of *Aeolidia* is that only large anemones which are relatively immune to attack survive outside of aggregations and *Metridium* populations typically consist of large solitary individuals and aggregates of large and small individuals.

West coast populations of *Aeolidia* are nonseasonal with reproduction occurring throughout the year. Populations of *Aeolidia* are dominated by young nonreproductive individuals as is typical of a predation-regulated population. West coast *Metridium* populations are less tightly aggregated and the mean size of the anemones is smaller, suggesting that *Aeolidia* populations are suppressed by predation below that which would seriously affect *Metridium* populations.

Laboratory studies have shown that *A. papillosa* prefers

to eat most temperate anemone species over *Metridium senile*. However, large populations of *Aeolidia* are found only in association with *Metridium*. It is suggested that preferred anemone species utilize one or more escape mechanisms such as intertidal distribution, solitary habit and/or active escape responses which have made it evolutionarily impossible for *Aeolidia* to develop a larval preference for these preferred anemones over the common, aggregated, subtidal *Metridium senile*.

East and west coast populations of *Aeolidia* are predator controlled. Populations in the highly seasonal, low diversity east coast communities show regular but extreme oscillations. In contrast, west coast populations are much more stable and the community structure is more complex and shows less seasonal variation. The results of this comparative study are cited as evidence for the validity of the Stability-Time Hypothesis. It is also suggested that there is an inverse correlation between community resilience and community complexity.



ECOLOGICAL IMPLICATIONS OF PATTERNS OF ROCKY  
INTERTIDAL COMMUNITY STRUCTURE AND BEHAVIOR  
ALONG AN ENVIRONMENTAL GRADIENT

Bruce A. Menge  
Department of Biology  
University of Massachusetts  
Boston, Massachusetts 02125

Much current ecological research is aimed at understanding how community structure arises and persists. Two key problem areas in this quest are (1) species diversity gradients, and (2) community stability. I discuss a graphic model which suggests that species diversity patterns along environmental gradients are a function of both competitive interactions (among species in the top trophic level) and predation (acting on species in the lower trophic levels). The relative overall importance of these interactions on community structure is inversely correlated and depends on environmental rigor. In rigorous (relatively variable, unpredictable, stressful) environments, trophic structure is simple (few trophic levels) and competition has the greatest effect on community structure. In more benign (less variable, more predictable, non-stressful) environments, trophic structure is more complex because the physiologically more delicate predators are not as inhibited by the physical environment. In such communities predation has the greatest overall effect on community structure and competition is important in organizing guilds of top predators. In the most structurally and trophically complex communities, competition may also have an important regulatory effect at the lowest trophic levels because species at these levels appear to escape control by their (middle level) predators, who in turn are controlled by the top predators. Experiments supporting the predictions of this model, mostly from rocky intertidal systems, are briefly discussed.

Communities occurring in highly stable physical environments are thought to have high persistence stability and low adjustment stability, while communities in unstable environments theoretically have low persistence and high resilience. Data from the New England rocky intertidal are presented which seem to support these hypotheses. I suggest that

these patterns of community behavior result from (1) differences in life history characteristics of structurally dominant species, and (2) differences in the intensity of biological interactions, especially those between consumers and their prey. Thus, communities in unstable environments have relatively high resilience but low persistence because the structurally dominant species are relatively opportunistic (early maturing, short-lived, fast growing, high recruitment rates) and are unaffected by predation. Communities in stable environments have low resilience but high persistence because the structurally dominant species are relatively longevous (late maturing, long-lived, slow growing, low recruitment rates) and predation intensity is intense and chronic, greatly reducing the frequency of escapes by the structural dominants.

**Часть II**

**Экология сообществ-обрастателей**

**СССР-США Совместная Программа**

Бофорт, Северная Каролина,  
США, 1975



## ПРЕДИСЛОВИЕ

В июне 1973 г. СССР и США подписали договор по сотрудничеству в области океанографических исследований. В этом документе, "Договор между Правительствами СССР и США по Сотрудничеству в Исследовании Мирового Океана," намечены рабочие группы по следующим темам: взаимодействия воздуха/моря; динамика океана; геология, геофизика и геохимия; оборудование контрольно-измерительными приборами; и биологическая продуктивность. Настоящий документ по "Экологии морских сообществ-обрастателей" составлен совместной рабочей группой СССР/США по биологической продуктивности и биохимии мирового океана.

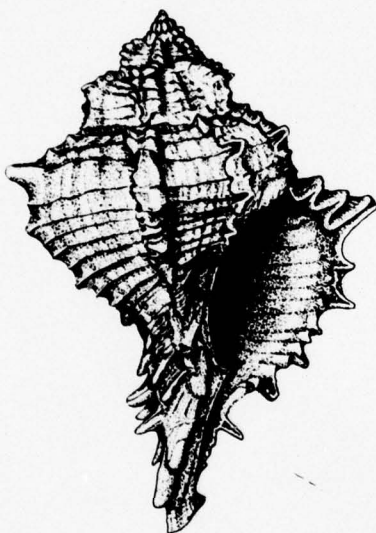
Целью этого договора - воодушевлять сотрудничество в рамках исследования и обмен информацией между морскими специалистами обеих стран, не исключая других стран, но для благополучия человечества. Программа сотрудничества, результатом которого является данный том, развивается в духе оригинального договора: т. е., свободный обмен информацией морскими специалистами обеих стран; в данном случае, путем рабочего симпозиума, который состоялся в США, а в следующем году, состоится в СССР, а затем, обменом специалистов, которые будут принимать участие в совместных программах исследования.

Надеемся, что данный том - первый из многих, которые являются результатом совместных усилий сотрудничества специалистов морской жизни обеих стран. Сотрудничество в областях взаимного интереса будет служить обогащению понятия океанов и их многочисленных живучих сообществ, и в конце - на благо человечества.



Robert M. White, Председатель  
Стороны США Смешанной Комиссии  
По Сотрудничеству в Области  
Исследования Мирового Океана

ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ-ОБРАСТАТЕЛЕЙ



Записки Симпозиума СССР/США  
в Рамках Программы "Биологическая Продуктивность  
и Биохимия Мирового Океана"

*John D. Costlow*, Редактор

Дюк Университет, Морская Лаборатория  
Борфонт, Северная Каролина США

16-23 ноября, 1975 г.

Под Эгидой Военно-Морского Отдела Исследования, С.Ш.А.

## Часть II

### СОДЕРЖАНИЕ

|   |      |
|---|------|
| <i>Введение.</i> John D. Costlow.....             | vii  |
| <i>Итоги и Рекомендации.</i> John D. Costlow..... | ix   |
| <i>Выражения благодарности.</i> .....             | xvii |

### СТАТЬИ

|   |    |
|---|----|
| <i>К Познанию Сложных жизненных циклов Бентических Беспозвоночных.</i> Richard R. Strathmann.....   | 1  |
| <i>Изучение Действия Света и Силы Тяжести на поведение и Физиологические Реакции Личинок Ракообразных.</i> Richard B. Forward.....                              | 23 |
| <i>Личинки Двустворчатых Моллюсков, Поведение, Расселение и Определение Их.</i> R. D. Turner.....   | 25 |
| <i>Значение Пелагических Стадий Развития Для Морских Обрастателей.</i> Rudolf S. Scheltema.....   | 29 |
| <i>Формирование и Развитие Эпibiозов на Верхих Отделах Шельфа Северо-Западной Части Тихого Океана и Полярного Бассейна.</i> А. Н. Голиков и О. А. Скарлато..... | 49 |
| <i>Сезонные Изменения Численности и Составы Личинок Крабов Вдоль Побережья Орегона.</i> R. Gregory Lough....  | 65 |
| <i>Экспериментальные Исследования Динамики Олубоководных Океаноческих Экосистем: Энергетический Поток и Колебания Величинн Массы.</i> Gilbert T. Rowe.....      | 67 |
| <i>Сообщества-Обрастатель и Генетическое Разнообразие Морской Среди.</i> Bruno Battaglia.....   | 69 |
| <i>Текущие Проблемы Морской Генетики.</i> James L. Gooch...   | 85 |



|  |     |
|--|-----|
| Миграция, Отбор и Генетическая Дифференциация Мидий.<br>J. S. Levinton.....  | 109 |
| Размножение Морских двустворчатых Моллюсков. Обзор<br>Советских работ. В. Л. Касьянов и В. А. Куликова...  | 111 |
| Циклы Размножения <i>Styela plicata</i> . Thomas R. Fisher..   | 129 |
| Влияние Тяжелых Металлов на Репродукционный Процесс<br>(Размножение) у Морских Двустворчатых Моллюсков.<br>Anthony Calabrese and Arlene Crosby Longwell.....                 | 131 |
| Размножение и Расселение Морских Донных Беспозвоночных.<br>Richard R. Vance.....   | 133 |
| Становление и Динамика Сообществ Обрастателей. John<br>P. Sutherland.....  | 135 |
| Экологическое Значение Структуры Сообществ Участков<br>Скалистой Литорали и Образ Жизни в Изменяющихся<br>Условиях Окружающей Среды. Bruce A. Menge.....                     | 153 |
| Обрастания Искусственных Субстратов как Основа<br>Повышения Продуктивности Природных Морских Экосистем.<br>А. Н. Голиков и О. А. Скарлато.....                               | 181 |
| Взаимоотношение Между Видовым Разнообразием Сообществ<br>и Обилием Растительноядных Животных (Моллюсков)<br>на Скалистой Литорали Новой Англии. Jane Lubchenco<br>Menge..... | 195 |
| Структура Местообитания, Изобилие и Взаимодействие<br>Хищных Брюхоногих Моллюсков, Обитателей Коралловых<br>Рифов. Alan J. Kohn.....   | 197 |
| Морфологические и Экологические Отличия Между<br>Географически Разделенными Популяциями Брюхоногого<br>Моллюска <i>Conus miliaris</i> . Alan J. Kohn.....                    | 199 |
| Моделирование Эпибентических Сообществ. Ronald H.<br>Karlson.....  | 201 |
| Сохранение Разнообразия в Скрытых Сообществах<br>Коралловых Рифов. J. B. C. Jackson.....   | 203 |
| Роль Структурной Разнородности в Системе Морской<br>Инфауны. Sarah Ann Woodin.....   | 205 |

|  |     |
|--|-----|
| Структура Двух Сообществ, Обитающих на Мягких<br>Грунтах Ультра-Абиссали. Robert R. Hessler.....   | 207 |
| Сравнение Взаимодействующих Популяций Голожаберных<br>Моллюсков и Актиний (с Учетом Поведения Животных<br>при Выборе Пищи и Влияния Окружающих Условий) у<br>Восточного и Западного Побережья США. Larry G.<br>Harris..... | 209 |
| Экологическое изучение Особенности Структуры и<br>Поведения Сообщества на Скалистой Литорали в<br>Изменяющихся Условиях Среды. Bruce A. Menge.....   | 211 |

## СИМПОЗИУМ ПО ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЙ

### Введение

В совместной американско-советской программе "Биологическая продуктивность и биохимия мирового океана" было вынесено решение создать более детальную программу изучения экологии сообществ обрастаний и инквилинистов. Согласно этой детальной программе мы наметили несколько симпозиумов по сообществам обрастаний, уделяя особое внимание их происхождению и устойчивости, их физиологической экологии и использованию в качестве экспериментальной модели как наиболее доступных сообществ бентоса. Основной целью первого симпозиума в Бофорте (Северная Каролина) в ноябре 16-22 1975 г., было рассмотреть текущие исследования в США и Советском Союзе, решить какие аспекты исследований могут обеспечить дальнейшее расширение и разработку поставленных проблем и наметить фазы изучения, которые можно было бы развить в совместную программу, включающую ученых Советского Союза и США.

Было показано, что сообщество организмов, обычно связанное с "обрастанием" искусственных предметов, является превосходной системой для фундаментальных экологических исследований, включая манипуляции и количественный анализ воздействия множества параметров на состав и стабильность сообщества. Сообщества обрастаний уже давно привлекают большое внимание, в результате чего многие виды этих сообществ хорошо известны с биологической точки зрения. Естественные сообщества могут быть выращены на пластинах, которые легко изучать, кроме того многие из доминирующих организмов сидячие, так что сообщества можно выращивать и проводить эксперименты в естественных условиях, чтобы изучить различные аспекты их функций.

До настоящего времени изучение сообществ обрастаний и морских сообществ бентоса в целом слишком часто ограничивались теми аспектами, которые касаются роли в популяциях только взрослых организмов. Ларвальные фазы также как и взаимоотношения между личинками и взрослыми особями обычно не рассматривались.

Целью первого симпозиума являлось рассмотрение того, как развитие и распространение личинок, аспекты физиологии и поведения взрослых популяций могут воздействовать на



структуру и видовой состав сообщества путем контроля колебаний в популяциях и определения географического распространения и генетического разнообразия отдельных видов. Для того, чтобы осуществить это, нам следует рассмотреть ряд таких зависимых аспектов как: 1) морфологические и физиологические характеристики личинок связаны с размножением популяций и как характеристики и поведение личинок изменяются в морской среде; 2) направление и скорость океанских течений и поведение личинок воздействуют на распространение молоди среди географически разделенных популяций; 3) таксономические различия между географически разделенными популяциями взрослых особей (т.е. различия морфологических, физиологических, биохимических и иммунологических характеристик); 4) генетическое обоснование отличий между и внутри географически разделенными популяциями одного вида посредством лабораторных экспериментов; 5) роль распространения личинок в определении генетических признаков популяций, и наконец, 6) анализ структуры ниш, разнообразия и распределения видов в относящихся сюда сообществах.

Следует надеяться, что благодаря обзорным докладам, индивидуальным отчетам об исследованиях и много численным обсуждениям, которые происходили в течение недели на этом симпозиуме были изучены некоторые взаимоотношения, которые существуют между планктонными личинками и взрослыми сообществами бентоса и, что были намечены направления исследований в тех областях, которым следует уделять большее внимание. Были рассмотрены области, где могут быть осуществлены совместные исследования с участием ученых США, СССР и заинтересованных специалистов из ряда других стран.

Я надеюсь, что в ближайшие месяцы ряд участников первого заседания свяжутся друг с другом и наметят более подробно, как именно такая совместная программа может быть осуществлена. Тогда мы могли бы надеяться снова встретиться в Советском Союзе, возможно осенью или в начале зимы 1976 года, чтобы дать возможность тем, кто наметил определенные планы, обсудить дальнейшие детали совместных программ исследований и начать создавать определенные планы обмена учеными между лабораториями для того, чтобы осуществить выдвинутые совместные программы.

## ИТОГИ И РЕКОМЕНДАЦИИ

На симпозиуме выступали 25 американских и 5 советских ученых с обзорными докладами и рефератами. Обсуждались текущие исследования экологии взрослых и личинок, которые составляют сообщества обрастания мирового океана. Особое внимание обратили на взаимоотношения между взрослыми и личиночными стадиями и на поддержание сообществ обрастания. Обсуждались следующие аспекты: 1) Связи между морфологическими и физиологическими характеристиками и размножительным успехом популяций; модификация окружающей средой личиночных характеристик и поведения; 2) Влияние направления и скорости течений, в сочетании с поведением личинок, на распространение между географически разделенными популяциями; 3) Определение генетического обоснования различий между и внутри географически разделенными популяциями лабораторными испытаниями; 4) Таксономические различия между географически разделенными взрослыми популяциями; 5) Анализ структуры ниш, разнообразия и распределения видов в относящихся сюда сообществах.

В течение обсуждений подгруппами и заключительных обсуждений для рассмотрения рекомендаций, намечены были некоторые области исследования и дополнительные рекомендации по введению и осуществлению данных исследований.

Более полная информация по личиночной биологии считается необходимой для понимания сообществ обрастателей. Считается целесообразным уделить особое внимание изучению соотношений между личиночным и эстуарным стадиями морских сред, с тем числе, терпимостью и поведению личинок, как и при лабораторных условиях, так и в естественной среде; и где это возможно, сравнивать личинки географически разделенных популяций. Считается целесообразным исследовать следующие вопросы: основные вопросы механизма рассеивания, адаптивная роль и последствия широко распространенного рассеивания в диапазоне времени и пространства, и адаптации поведения личинок к их планктонным периодам; механизмы личиночного поселения, в том числе поведения, чувствительного восприятия и отклики поселения; влияние внутривидовых и межвидовых взаимодействий во время личиночного поселения в соответствии с эффективными плотностями и функциональными взрослыми. Должны быть разработаны планы исследования генетической дифференцировки космополитических сообществ обрастания, примерами которых могут служить *Mytilus* и *Teredo*,

с учетом на сопоставление географической дифференцировки и значительности генетического полиморфизма мировых видов и видов, которые имеют более ограниченное распределение. Путем таких исследований, можно образовать особенных данные по генетическому составу мировых видов и родов, которые непосредственно связаны с основными вопросами потока генов, естественного отбора, миграции и видообразования. По той же самой теме, должны быть образованы исследования по микрогеографической изменчивости (приливо-отливных зонах, эстуариям, и т. д.) и соотношениям между физиологией и генетической изменчивостью. Стоит рассмотреть жизненные истории и развитие глубоководных организмов обрастаний и бентических организмов. Изучение таксономии, физиологии и эндокринологии личинок считается необходимым для некоторых более специализированных областей.

Считается, что следующие темы также должны исследоваться: структура сообществ обрастания в диапазоне времени и пространства и их биомасса и состав видов; метод развития сообществ в различных географических районах; субстраты, на которых они поселяются, и определение образцов стабильности различных сообществ и изменчивости продуктивности и потока энергии.

Намечены были три этапа программы сотрудничества. Работа в рамках текущего этапа, этапа № 1, сосредоточится на обмен имеющейся информацией по предыдущим и текущим исследованиям сообществ обрастания. В объем работы включается ознакомление ученых с имеющейся литературой, подготовка докладов и издание их в обеих странах, планирование симпозиумов по экологии личинок в отношении к основным темам исследования, обмен перечнями специалистов, областями специализации, и исследуемыми видами, и подготовка и распространение информации по видам взаимного интереса.

В объем второго этапа включается обмен собранных данных, уделяя особое внимание идентификации планктонных личинок и личинок из лабораторной культуры. Планируется обмен специалистами для ознакомления с текущими программами исследования, фауной различных районов обеих стран, и планирования совместных проектов исследования. Текущие программы исследования взаимного интереса будут использоваться для развития дальнейшего совместного исследования.

Третий этап - продолжение второго этапа; планирование определенных совместных работ по вышеуказанным темам, для которых считаются целесообразным усилия специалистов оборудование и материально-техническое обеспечение СССР и США. В том числе могут исследоваться жизненные истории и развитие глубоководных бентических организмов.

Считается целесообразным развитие долгосрочных программ отбора проб сообществ обрастания, используя имеющуюся методикой с целью образования постоянных субстратов или квадрантов, от которых можно отбирать пробы без нарушения



и разработать испытания для экспериментального анализа видовых взаимодействий данных сообществ обрастания. В этом этапе исследования включаются изучения роста, размножения, долговечности, пополнения, энергетики, и генетической изменчивости видов, составляющих данные сообщества.

УЧАСТНИКИ НА СИМПОЗИУМА

Dr. Bruno Battaglia  
Universita Degli Studi di Padova  
Istituto di Biologia Animale  
Via Loredan 10  
35100 Padova, Italy

Dr. John Bultman  
Naval Research Laboratory  
Code 8351  
Washington, D.C. 20390

Dr. Anthony Calabrese  
National Marine Fisheries Service  
Biological Laboratory  
Milford, Connecticut 06460

Dr. John D. Costlow, Director  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. John DePalma  
Code 3412  
U.S. Naval Oceanographic Office  
Washington, D.C. 20373

Dr. Thomas Fisher  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. Richard B. Forward  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

А. Н. Голиков  
Зоологический Институт  
АН СССР  
Ленинград, СССР

Dr. James L. Gooch  
Department of Biology  
Juniata College  
Huntingdon, Pennsylvania 16652

Dr. Larry Harris  
Department of Zoology  
University of New Hampshire  
Durham, New Hampshire 02824

Dr. Robert R. Hessler  
Scripps Institution of Oceanography  
P.O. Box 1529  
La Jolla, California 92307

Dr. J.B.C. Jackson  
Department of Earth and Planetary Sciences  
The Johns Hopkins University  
Baltimore, Maryland 21218

Dr. Ronald Karlson  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

В. Л. Касьянов  
Институт биологии моря  
Дальневосточного Научного Центра  
АН СССР  
Владивосток 690022 СССР

Dr. Alan J. Kohn  
Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98105

Dr. Jeffrey Levinton  
Department of Earth and Space Sciences  
State University of New York  
Stonybrook, N.Y. 11790

Dr. R. Gregory Lough  
Northeast Fisheries Center  
NOAA  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Dr. Bruce A. Menge  
Department of Biology  
100 Arlington St.  
Boston, Massachusetts 02116



Dr. Jane Menge  
Biological Laboratories  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

Dr. Gilbert T. Rowe  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

О. А. Скарлато  
Зоологический Институт  
АН СССР  
Ленинград, СССР

Dr. Rudolf S. Scheltema  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Dr. Richard Strathmann  
Friday Harbor Laboratory  
Friday Harbor, Washington 98250

Dr. John Sutherland  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Dr. Ronald C. Tipper  
Oceanic Biology Program  
Office of Naval Research  
Arlington, Virginia 22217

Dr. Ruth Turner  
Museum of Comparative Zoology  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

Dr. Richard R. Vance  
Department of Biology  
University of California  
Los Angeles, California 90024

Ю. Виалов  
Лаборатория Атлантиро  
Калининград, СССР

Dr. Sarah A. Woodin  
Department of Zoology  
University of Maryland  
College Park, Maryland 20742

А. В. Жирмунский  
Институт Биология Моря  
Дальневосточного Научного Центра  
АН СССР  
Владивосток 690022, СССР

#### ВЫРАЖЕНИЕ БЛАГОДАРНОСТИ

Симпозиум и американские участники финансировались субсидией № N00014-75-C-1081 Военно-морской Отдела Исследования США. Советские ученые принимали участие под эгидой АН СССР и ВНИРО. Симпозиум проводился в морской лаборатории, Университета Дюк, в Бофорте, шт. Северная Каролина. Рабочие Службы Перевода Университета Дюк, в Дурхаме, шт. Северная Каролина, служились в качестве переводчиков. Благодарны сотрудникам Зоологического Института в Ленинграде, СССР, за окончательную редакцию переводов статей на русский.



## К ПОЗНАНИЮ СЛОЖНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ БЕНТИЧЕСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Richard R. Strathmann  
Friday Harbor Laboratories  
Friday Harbor, Washington 98250

and

Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98195

### Введение

Бентические беспозвоночные обнаруживают разнообразные способы личиночного развития, которое может происходить как на дне, так и в толще воды, с питающейся или непитающейся личинкой. Эти сложные жизненные циклы оказывают влияние на степень эффективности размножения, расселение и на возрастную структуру бентических популяций. Поэтому теория структуры сообществ-обрастателей будет несовершенной без достаточно полного представления о приспособительном значении и последствиях этих сложных жизненных циклов. Настоящий обзор касается недавней работы над двумя аспектами личиночной стадии, которые можно выразить двумя вопросами. Во-первых, каким образом связываются издержки и преимущества различных типов личиночного развития с окружающей средой или с характерными особенностями взрослых особей? Во-вторых, какие существуют связи между выбором субстрата и последующим выживанием и размножением?

### НЕДОСТАТКИ И ПРЕИМУЩЕСТВА ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК

Нормы смертности и расселение, связанные с пелагическим и придонным развитиями, различны. Издержки расселения посредством пелагической личиночной стадии включают в себя перенос в районы, не соответствующие обитанию взрослых, и, возможно, также более высокую смертность в результате хищничества в течение пелагического периода. Обычно считают, что зародыши или личинки, которые вынашиваются или заключены в оболочках яйца на дне, не имеют такой

высокой степени смертности, как зародыши или личинки в планктоне. Существует много возможных преимуществ любого способа расселения в жизни сидячего или малоподвижного организма. Потомство, которое отплывает на некоторое расстояние от своих родителей, может избежать скопления или сосредоточения хищников или паразитов, что проявляется, когда популяция в данном месте увеличивается в течение некоторого времени. Местные нарушения или другие перемены окружающей среды могут создать новые благоприятные участки на некотором расстоянии от родительской популяции, которые быстро колонизируются рассеивающимися личинками. Распространение потомства относительно друг друга тоже имеет место в течение пелагической фазы и может способствовать рассредоточению опасностей, встречаемых в течение бентической фазы жизни.

Пелагические личинки могут либо питаться, либо полностью полагаться на резервы, обеспечиваемые родителями. Личиночное питание обеспечивает их рост между освобождением от родительской особи (или от оболочки яйца) и поселением. Это преимущество обычно сопровождается продукцией более мелких и поэтому более многочисленных яиц, а иногда приводит к большим размерам личинок к моменту их оседания. Кроме того, личиночное питание обычно связано с более продолжительными периодами личиночного развития из-за ограниченных пищевых ресурсов, с развитием более сложных личиночных структур, или с обоими явлениями: обычно полагают, что более длительный пелагический период приводит к увеличению смертности из-за хищничества или заноса в неблагоприятные районы. Но более продолжительный период личиночного развития способствует также большему рассеиванию, что иногда считают главным преимуществом планктотрофного развития. С этой точки зрения, меньшие более многочисленные яйца и питающиеся личинки позволяют большему рассеиванию при меньших издержках. Течения и водовороты в море способствуют переносу личинок на довольно большие пространства за несколько дней (Okubo, 1971), и пелагические периоды такой продолжительности легко достигаются непитающимися личинками. Наверное, существуют преимущества в большем рассеивании, которое разрешается личиночным питанием, но до сих пор еще не выяснено, реализуются ли они обычно в природе или нет.

Это краткое изложение отличается лишь незначительно от мнений Торсона (Thorson, 1950) или Милейковского (1971). В последующих разделах обсуждаются работы, которые касаются недостатков и преимуществ питающихся и непитающихся личинок и имеющих бентическое или пелагическое развитие.

#### ПЕЛАГИЧЕСКАЯ СРЕДА И ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ

Изучение соотношений между типами личиночного развития

(бентическое и пелагическое; с питающимися и непитающимися личинками) и условиями окружающей среды (широта, глубина, температура, сезонные пищевые ресурсы, течения от берега в сторону моря, эстуарные условия и т.п.) является косвенным подходом к выяснению издержек и преимуществ различных способов развития. Милейковский (1971) сделал обзор работ по этим тенденциям. Объяснение некоторых из них кажется совершенно очевидными. Тенденция к непитающимся личинкам на больших глубинах, наверное, связана с низкими концентрациями пищи для личинок. Другие тенденции менее легко объяснимы, как например, тенденция к высиживаемым и непитающимся личинкам в очень высоких широтах. Торсон предполагает (1946), что сочетание низких температур с кратким сезоном обильного фитопланктона усложняет завершение личиночного развития, несмотря на обилие пищи. Недостаток пищевых ресурсов приводит к продолжительному развитию питающихся личинок, и, таким образом, увеличивается опасность истребления от хищничества или попадания в неблагоприятные районы. Некоторые авторы обсуждают слабые стороны этого объяснения. Сам Торсон отмечал, что ряд широко распространенных и массовых видов в высоких широтах имеют питающихся пелагических личинок. Пиерс (Pearse, 1965, 1969) считает, что некоторые из этих питающихся личинок являются придонными и требуют времени порядка одного года для завершения личиночного развития. Ундервуд (Underwood, 1974) утверждает, что темпы развития приспособлены к температурам окружающей среды, и что скорость развития питающихся личинок лимитируется скорее пищевыми ресурсами, чем температурой. Это утверждение справедливо лишь частично, и поскольку этот вопрос имеет отношение к издержкам пелагической питающейся личиночной стадии при менее крайних условиях, следует отметить работы, касающиеся темпов развития и температуры.

Частичная температурная компенсация скорости развития описывается для времени между дроблением летних и зимних яиц *Paracentrotus lividus* (Horstadius, 1975), для времени до выведения молоди у нескольких видов копепод (McLaren, et al., 1969) и для других организмов. Но все-таки развитие является более медленным для животных, которые обитают при более низких температурах. Более медленное развитие при низких, но нормальных температурах окружающей среды отмечалось при сравнении зародышей одного и того же или разных видов (см. Patel and Crisp, 1960, о морских желудях; Pearse, 1969, о морских звездах; и Wear, 1974, о десятиногих раках).

Вышеупомянутые работы касаются непитающихся стадий. В культуре питающиеся личиночные стадии из более холодных вод также склонны к более медленному развитию при нормальных или почти нормальных для их среды обитания температурах. В противоположность этому часто ссылаются на данные Торсона



(1946) по поводу сравнения пелагических личиночных периодов иглокожих из тропических и умеренных вод. Торсон отметил, что личиночные периоды у многих питающихся личинок сходны, но этот вывод получен из культур, где температура и питание были очень разнообразны. Если сравнивать минимальные пелагические периоды, отмеченные Торсоном, то видно, что иглокожие из более теплых вод развиваются быстрее. Одинаковые результаты получаются при сравнении других работ над иглокожими с питающимися личинками (Caldwell, личные сообщения; Greer, 1962; Johnson and Johnson, 1950; Turner, 1965; Yamaguchi, 1973). Но большинство результатов, полученных в лаборатории, имеют ограниченное отношение к данному вопросу, потому что в естественных условиях природа и концентрация пищи иные. Любопытно, что в прибрежных лабораториях редко пытались оценить, до какой степени пища, встречающаяся в естественных условиях, ограничивает развитие планктотрофных личинок. Ванс (Vance, неопубликованная работа) использовал нефильтрованную морскую воду, которую меняли ежедневно, для выведения личинок иглокожих и сравнивал скорости развития в этих культурах и в подобных же культурах, где уменьшали концентрацию фитопланктона путем добавления профильтрованной морской воды. Он установил, что уменьшение концентрации фитопланктона продлевает развитие. Если при добавлении культивируемого или концентрированного фитопланктона скорость развития увеличивается, тем самым отчетливо демонстрируется наличие пищевых ограничений в естественных условиях. Такие опыты без особых трудностей можно проводить для различных типов личинок в различных водах.

Результаты были бы более приложимы к определению издержек и преимуществ различных типов личиночного развития, если бы было возможно быстрое определение скорости развития и смертности по планктонным пробам. Такие оценки возможны, когда все рассматриваемые стадии улавливаются с равной степенью эффективности и когда личинки продуцируются синхронно дискретными порциями. Если личинки выходят непрерывно с постоянной скоростью, то можно определять смертность между стадиями, но невозможно установить скорости роста. Милейковский (1971) обсуждает некоторые работы, в которых смертность определялась по планктонным пробам, но нет достаточных данных, чтобы сравнивать в этом отношении типы личинок или места их локализаций. Сравнительные данные, полученные таким способом для различных таксонов и различных вод, были бы очень интересны, но до сих пор подобных попыток делалось мало. Только полевые данные могут показать влияние размера личинок или защитных механизмов на темпы смертности в естественных популяциях.

Вышеизложенное обсуждение указывает на некоторые трудности в использовании наблюдаемых географических тенденций различных типов личиночного развития для определение их издержек и преимуществ. Другой источник трудностей в объяснении корреляций с градиентами условий обитания состоит в том, что довольно много факторов варьируют совместно. Температура и концентрация пищи часто изменяются одновременно, и сравнение участков, где эти два фактора разделены, требует более совершенного планирования взятия проб и наблюдения, чем это было возможно до сегодняшнего дня. Разные типы личиночного развития могут быть связаны с различными размерами молоди при метаморфозе. Поэтому отбор особей большего размера в начале бентической жизни может вызвать перемену способа личиночного развития. Молодь морских звезд с непитающимися личинками (высиживаемыми или пелагическими), которая образуется при метаморфозе, обычно гораздо крупнее, чем молодь, формирующаяся при планктотрофном развитии (Birkeland, *et al.* 1971). У живородящих офиур молодь, покидающая родителей, обычно крупнее молоди, образованной при метаморфозе питающихся или непитающихся личинок, которые развиваются независимо от родителей (Hendler, 1975). Кроме того, значение личиночного рассеивания может изменяться через градиенты окружающей среды благодаря тенденциям динамики бентических популяций. Нет достаточных данных, чтобы исключить возможность того, что преимущества фазы рассеивания, как и ее издержки, могут определять наблюдаемые тенденции.

Наконец, морфология питающихся личинок консервативна, и разные личиночные формы могут иметь различные врожденные ограничения механизмов захвата пищи (Strathmann, 1975). Личинки ползающих декапод питаются скорее животными, чем фитопланктоном, и поэтому возможно, что они не испытывают одинаковых ограничений пищевых ресурсов при одинаковых градиентах окружающей среды. Это могло бы способствовать большему распространению планктотрофии среди декапод по сравнению с таксонами, имеющими ресничные личиночные формы. Но подобные гипотезы можно проверить только на обширном сравнительном материале при использовании многочисленных таксонов более высокого ранга.

#### РАЗМЕРЫ ЯИЦ У ВИДОВ С ПЛАНКТОТРОФНЫМИ ЛИЧИНКАМИ

Личиночное питание позволяет продуцировать мелкие и поэтому многочисленные яйца; но причины изменчивости размера яиц среди видов с планктотрофными личинками не привлекали значительного внимания. Модель Ванса (Vance, 1973) по "стратегии" размножения лецитотрофных и планктотрофных личинок подчеркивает эффективность энергии и преимущества либо крайней планктотрофии с очень мелкими

яйцами, либо совершенной лецитотрофии без питания. Однако издержки уменьшения размера яиц при планктотрофном развитии для бентических беспозвоночных обсуждались недостаточно. Блакстер и Гемпел (Blaxter and Hempel, 1963) показали, что яйца сельди с большим сухим весом развиваются до выхода личинки в течение того же времени, что и мелкие, но образуют более длинные и крупные личинки, которые имеют больший желточный мешок и дольше живут при голодании. Насколько мне известно, хотя данные о скорости развития и размерах личинок и имеются, но выживание бентических беспозвоночных при голодании в связи с размерами яиц не исследовалось. Косвенные свидетельства пропущенного объема воды на миллилитр кислорода, который потребляется двумя морскими ежами с различными размерами яиц, показывают, что малые яйца не обязательно обладают пониженной эффективностью питания (Strathmann, 1975). Мелкие личинки вообще ограничиваются пищей меньшего размера и, возможно, это является одним из самых больших недостатков уменьшения величины яиц. МакЛарен и др. (McLaren *et al.*, 1969) показали, что большие яйца развиваются медленнее при вынашивании у копепоид, а Вир (Wear, 1974) отмечает, что это может иметь место и среди близко родственных десятиногих раков; но размер яиц не оказывает заметного влияния на время инкубации у многих беспозвоночных с питающимися личинками. Модель Ванса (1973) предполагает, что при планктотрофии уменьшенный размер яиц нуждается в более продолжительной личиночной жизни. Это действительно следовало бы ожидать, если бы размер молодежи, сформированной в результате метаморфоза, был бы всегда одинаковым. Но их размер может сильно варьировать. У некоторых таксонов более мелкие яйца образуют меньшие личинки при их выходе из яиц и при поселении (Barnes and Barnes, 1965, о морских желудях), при этом не отмечается какая-либо зависимость с продолжительностью пелагической жизни. В таком случае более крупная пища, доступная личинкам, и больший размер их в начале бентической жизни могут обеспечить преимущество животным с более крупными яйцами. У других таксонов стадия и размер личинок при поселении и метаморфозе могут сильно меняться и быть независимыми от величины яиц. Более крупные яйца могут быть связаны с более высокими широтами и более холодной водой в пределах одного вида или рода с личиночной питающейся стадией (Barnes and Barnes, 1965 - *Balanus balanoides*; Efford, 1969 - *Emerita* spp.; Hagstrom and Lönning, 1967 - *Strongylocentrotus* spp.) Адаптивное значение этих градиентов для размера яиц может быть связано с любым из вышеупомянутых факторов.



## ПЕЛАГИЧЕСКИЕ ЛИЧИНКИ И ДИНАМИКА БЕНТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Несомненно, что отсутствие или наличие пелагической личиночной стадии, а также ее продолжительность влияют на динамику бентических популяций, а последняя, в свою очередь, влияет на эволюцию пелагических личинок. Однако в этих взаимоотношениях очень трудно установить различие между причиной и следствием. Торсон (1946) предполагает, что виды с продолжительными пелагическими личиночными стадиями имеют более неправильный годовой прирост из-за переменного их процветания в планктоне. Барнс и Пауэлл (Barnes and Powell, 1950) считают, что большое скопление *Balanus balanoides* может привести к перенаселению и частичной утрате особей, в то время как небольшая численность их способствует более прочному прикреплению и высоким нормам выживания в бентосе. Ряд других исследователей также полагают, что пространственное и временное изменение бентических популяций является следствием колебаний в интенсивности скопления личинок. Но большинство авторов, которые пришли к этому выводу, не имело возможности наблюдать смертность у только что поселившейся молодежи. Коннел (Connell, 1961) исследовал оседание и выживание циприсовидных личинок *B. balanoides* и пришел к выводу, что "несмотря на то, что плотность, наблюдаемая в конце сезона поселения, иногда лимитируется притоком планктонных личинок, в Миллпотре плотность обычно определяется событиями на субстрате благодаря большому избытку личинок". Муус (Muus, 1973) при исследовании 11 видов двустворчатых в Тресунде отметил, что "количество экземпляров поселяющихся двустворчатых моллюсков очень слабо влияет на результаты сезонного откладывания яиц". Хотя отбор проб и подсчет поселившейся или только что осевшей молодежи утомительны, а для некоторых видов невозможны, однако это наиболее надежный способ определения потерь в планктоне и в бентосе. Исследователи, которые делали попытки такого отбора проб, отмечали высокую степень независимости между интенсивностью скопления и последующим числом организмов, которые дожили до размножения. Несмотря на незначительное число соответствующих работ, все-таки можно сделать заключение, что хотя скопление личинок сильно варьирует, бентические условия также вызывают большие изменения в популяциях.

В вышеупомянутых исследованиях не проводится сравнение животных с питающимися и непитающимися личинками, с инкубационным или пелагическим развитием. Однако, если бентические условия могут вызывать большие колебания в пополнении, тогда размер и развитие молодежи в начале бентической жизни или местообитание бентической фазы могут оказать такое же сильное влияние на колебания пополнения,

как и продолжительность пелагической личиночной стадии. Работа Бюканана (Buchanan, 1967) над пятью видами инфузорных иглокожих не показала наличия связи между типом личиночного развития и годичной изменчивостью взрослых популяций (Strathmann, 1976).

Как отмечено выше, в большинстве работ не проводится различие между изменчивостью выживания в планктоне, успехом в поселении и выживанием в бентосе. Однако различать это важно для понимания адаптивного значения личиночного расселения. Имеется еще четыре момента, препятствующие решению этого вопроса. А именно, трудность исследования популяций на большом пространстве за длительный период времени, трудность в определении выживания различных генотипов, путаница в связи с разными видами преимуществ, получаемых от расселения, и трудность определения действительного расселения личинок, которые происходят из разных мест. Последние два препятствия обсуждаются ниже. Очевидно, сидячий организм требует какого-то способа расселения в определенный период жизни. Менее очевидно преимущество, которое приобретается пелагическим периодом в несколько недель по сравнению с таковым, продолжающимся всего несколько дней. Шельтема (Scheltema, 1971) берет во внимание расстояние, на которое личинки могут отплыть от родительских особей, и предполагает, что дифференциальное вымирание популяций или видов может благоприятствовать видам с длительной пелагической личиночной фазой. Такое дифференциальное вымирание может быть результатом способности животных с личинками дальнего действия колонизировать новые районы и расширять свои ареалы или тех, которые, будучи эврибионтными формами, в состоянии жить в более разнообразных местообитаниях и, следовательно, способны выдерживать меняющиеся условия среды.

Очень различный характер преимуществ, получаемый благодаря расселению, подчеркивается распределением ближайших родичей относительно друг друга и отбором особей в пределах популяции (Strathmann, 1974). Когда благоприятствие районов меняется независимо или в чередующемся порядке, т.е. один год - одно место лучше, на следующий год - другое, тогда родительские особи, расселяющие потомство на протяжении таких районов, получают преимущество через несколько поколений. Это преимущество возникает потому, что усредненное изменение в пределах пространства обеспечивает более ровный успех через некоторое время. "Расселители" могут добиться относительно большего размножения через ряд поколений, чем животные с более ограниченным расселением, даже когда средний успех у первых за поколение меньший, чем у вторых. Эта гипотеза предполагает, что преимущества расселения могут быть осязаемы за более краткие периоды времени. Другие факторы, кроме более длительного пелагического



периода, могут увеличивать расселение потомства относительно друг друга. Изменчивость длительности пелагической жизни, перемещение в толще воды по вертикали и протяженность во времени момента выхода личинок - все это увеличивает распространение ближайших родичей (Strathmann, 1974). Поэтому согласно данной гипотезе изменяются до некоторой степени интерпретации нереста, скорости развития и плавательного поведения. Эта гипотеза предполагает также, что смена естественных типов пространственной и временной вариабильности может изменить состояние многих видов в бентических сообществах через несколько поколений. Следует отметить, что эти две гипотезы не являются взаимоисключающими и не исчерпывают возможных преимуществ крупномасштабного рассеивания. Данные гипотезы можно проверить, но сделать это очень трудно. Невозможно непосредственно наблюдать дифференциальное вымирание видов, но когда-нибудь можно будет делать выводы по ископаемым данным. Личинки двустворчатых и брюхоногих моллюсков могут быть найдены в ископаемом состоянии среди хорошо сохранившихся раковин взрослых (Shuto, 1974) или в виде личинок, еще не приступивших к метаморфозу (Jung, 1975; LaBarbera, 1974). Можно сделать выводы о продолжительности пелагического периода многих моллюсков по размеру и форме личиночных раковин (Ockelman, 1965; Shuto, 1974; Torson, 1946). Вторую гипотезу можно проверить более непосредственным методом, наблюдая изменение выживания и размножения на протяжении больших районов за многие годы при благоприятных условиях и с подходящими животными. Менее непосредственные способы исследования могут подкрепить признание или опровержение тех или других гипотез адаптивного преимущества рассеивания.

У многих видов крупномасштабное рассеивание, которое является результатом продолжительного пелагического периода, может представлять собой не преимущество, а скорее случайный результат способа развития, которое предпочитается по другим причинам. Ванс (1973) предлагает модель планктотрофии и лецитотрофии, в которой не обращается внимание на рассеивание. В этой модели отражены условия пищевых ресурсов и норм смертности в личиночной фазе, при которых предпочитается либо крайняя планктотрофия, либо крайняя лецитотрофия, а промежуточные "стратегии" представляются невыгодными. Хотя некоторые предположения этой модели нереалистичны, общая форма и выводы интересны. Многие исключительно планктонные копеподы имеют питающиеся личиночные стадии, подобные таковым морских желудей, и нет необходимости ссылаться на преимущества рассеивания, чтобы объяснить наличие таких личиночных стадий у копепод. Некоторые бентические беспозвоночные с питающимися личинками и довольно продолжительными личиночными периодами имеют придонные личинки и, вероятно, ограниченное расселение (см.



Милейковский, 1971, обзор).

Личиночное рассеивание трудно наблюдаемо. Имеются наблюдения, показывающие расстояния, на которые личинки могут удаляться от родительской популяции, но еще не определили расстояния, на которое личинки отплывают от родительских особей или ближайших родичей. Все три типа рассеивания интересны, потому что каждый связан с различными комплексами преимуществ и издержек и различными практическими последствиями. Шельтема (1971) получил данные по трансатлантическому перемещению личинок мелководных беспозвоночных и выделил фракцию организмов, которые успешно совершили эту переправу. Наблюдения Шельтема являются полным контрастом сообщения Криспа (Crisp, 1958) об инвазии морского желудя *Elminius modestus* на Британские острова. Крисп установил, что 30-ти километровая протяженность глубокой воды является довольно эффективным барьером. Кроме того, Крисп наблюдал расселение на расстояние в 20-30 км в год при отсутствии сильных благоприятных течений. Эта скорость распространения, зависящая от времени существования одного поколения и частоты размножения морских желудей, как и от рассеивания личинок, все-таки дает некоторое представление о скорости расселения потомства через популяцию, когда пелагическая стадия продолжается несколько недель. Большинство других наблюдений над расселением также основано на переносе личинок от берега или на расширении ареалов взрослыми организмами.

Изучение турбулентной диффузии показывает ожидаемые скорости распространения личинок относительно их ближайших родичей, а изучение течений - ожидаемый перенос от родительских особей. Однако и вертикальная миграция может оказать сильное влияние на рассеивание. Важность положения в толще воды особенно подчеркивается при изучении эстуарных беспозвоночных (Bousfield, 1955; Haskin, 1964; Hughes, 1972; Wood and Hargis, 1971). Передвижение личинок в поверхностные потоки, в более соленую придонную воду или на самое дно определяет как распространение ближайших родичей, так и положение всех личинок в эстуарии. Следует отметить, однако, что Банс (Banse, 1964) показал приуроченность личинок к слоям стратифицированной воды и предположил, что эти личинки могли бы продолжать свое существование в воде, в которой они первоначально находились. Дойл (Doyle, 1974) и Джордж (George, 1967) описали изменчивость плавания в пределах популяции. Джордж предполагает, что различия в поведении личинок одного и того же выводка некоторых полихет (*Cirratulidae*) генетически детерминированы. Дойл сумел использовать опыты по разведению *Spirorbis borealis* для доказательства врожденности личиночной реакции на свет.

Когда потомство мигрирует далеко от своих родителей, оно может подвергнуться селективному прессу, довольно

отличному от того, который влияет на взрослые особи. Это может отразиться на межвидовых взаимоотношениях и, следовательно, на структуре бентических сообществ. "Тонко настроенные" коадаптирующие механизмы могут возникать, когда представители разных видов взаимодействуют через много поколений. Потомство некоторых видов с продолжительной пелагической личиночной стадией оседает в сообществах, довольно отличных от сообществ родителей. Беспозвоночные, которые поселяются и выживают в воде слишком холодной для успешного размножения, представляют крайний предел данного явления (см. Williamson, 1967, обзор десятиногих раков северо-западной Европы). В эволюционном смысле эти особи, в сущности, мертвы. Возможно, что особи других видов смогут развить лучшие способы борьбы с этими животными, но коэволюция не может существовать в неразмножающихся популяциях.

Кроме того, плодовитость и долговечность взрослых может быть связана с типом развития. Способ личиночного развития, который часто приводит к плохому пополнению на протяжении больших районов, требует взрослую фазу с продолжительной жизнью и повторным размножением. Размер взрослых тоже может ограничивать тип личиночного развития. Chia (Chia, 1970) установил, что беспозвоночные с питающимися личинками затрачивают больше энергии на размножение, чем беспозвоночные с лецитотрофным развитием. Кроме того, он утверждает, что некоторые виды могут продолжать существовать только с лецитотрофным развитием из-за ограниченной энергии или вещества, которые могут быть истрачены на размножение. Менге (Menge, 1975) отмечает, что некоторые виды малы, потому что они адаптированы к сосуществованию с более крупными доминирующими конкурентами, и что малый размер лимитирует вещество, которое может быть затрачено на размножение. Эти виды должны увеличивать эффективность размножения путем вынашивания потомства и воздерживаться от личиночного расселения. Оба автора проводят подкрепляющие данные по ограниченному числу видов. По-видимому, существуют слабые позиции в обеих точках зрения. Если вынашивание или лецитотрофия проводят к более надежному или высокому выходу молоди, то не должны ли все изучаемые виды принять такой способ размножения? Менге допускает, что пелагические личинки дают другой тип преимущества, связанный с большим рассеиванием, но он не указывает, какие именно преимущества и каков масштаб времени, за который это преимущество обнаружилось бы. Если повышенное рассеивание обеспечивает преимущество на короткое время порядка нескольких лет, как например, при распространении ближайших родичей, когда предпочтительность местообитания меняется независимо или в чередующемся порядке (Strathmann, 1974), тогда это преимущество, вероятно, должно включить в себя выживание и размножение потомства, по крайней мере в равной степени с



животными, имеющими более ограниченное рассеивание. Такой "рассеиватель" может требовать более продолжительного существования, но не увеличения годового выхода молоди. Так как наши исследования ограничены только немногими местоположениями и только несколькими поколениями, мы не видим этой приблизительно равной эффективности возмещения.

Если краткосрочная выгода является главным преимуществом личиночного рассеивания, то почему более мелкие виды (или, согласно точке зрения Чия, виды с лимитированной энергией) не могут в равной степени пользоваться этим преимуществом, поскольку пополнение будет также значительно, если брать достаточно обширный район или период времени. Если более интенсивное рассеивание дает преимущество только за продолжительный период времени, как это и было бы в случае дифференциального вымирания популяций или видов, тогда виды, принужденные к вынашиванию или лецитотрофии, временно избегают вымирания, которое проявится позже, если условия не изменятся. Тенденции в величине взрослых и вынашивания были бы лучше объяснены показом того, что с большим размером взрослого вынашивание становится более трудным или незаконным по сравнению с пелагическим развитием. М. Стратманн (личные сообщения) предполагает, что если плодовитость зависит от объема, а способность вынашивать - больше от площади, то более крупные животные в состоянии высиживать меньшую часть того, что они могут производить. Как Чия, так и Менге излагают интересные данные и объяснения, но очень нужны более обширные исследования и обсуждения данного вопроса.

Другое возможное воздействие бентических условий на пелагический период и тип развития проистекает от влияния условий существования взрослых на личиночную жизнеспособность или на скорость развития. Бэйн (Bayne, 1972), Бэйн и др. (1975) и Гельм и др. (Helm *et al.*, 1973) показали, что пищевой пресс на взрослые двустворчатые моллюски завершается пониженной жизнеспособностью потомства в пелагической фазе. Бэйн и др. исследовали *Mytilus edulis*; Гельм и др. - *Ostrea edulis*. Гельм и др. установили, что скорость роста в первые 96 часов после освобождения личинок тоже находилась под воздействием; скорость роста связана с жировыми запасами личинок. Бэйни и др. не нашли существенной связи между ростом и запасами жира у личинок и не обнаружили такой существенной связи между скоростью роста питающихся личинок и пищевым прессом у взрослых. Все еще не ясно, важны ли в природе воздействия, подобные этом, и варьируют ли они с типом личиночного развития. Пищевые ресурсы взрослых могут варьировать в связи с изменением плотности поселений или местоположения, и соответствующие наблюдения над личинками из различных местообитаний могут объяснить эту связь между условиями в бентосе и успехом в планктоне.



## ПЛАСТИЧНОСТЬ

Наличие вынашивания или пелагического развития, питающихся или непитающихся личинок может иметь важные адаптивные последствия для всех видов бентических беспозвоночных. Но некоторые таксоны, видимо, обладают значительной пластичностью в замене одного способа развития другим. Гадфильд (Hadfield, 1972) отмечает два случая перехода от совершенно непелагического личиночного развития к пелагическому; оба среди брюхоногих моллюсков. Брюхоногие часто имеют велум и велумные реснички пелагических личинок, даже когда личинки-велигер заключена в яцевую капсулу, и таким образом сохраняют большую пластичность в переходе к пелагическому развитию от непелагического. Число питающихся яиц может сильно варьировать, и в связи с этим полихеты (*Spionidae*) и брюхоногие моллюски, которые пользуются питающимися яйцами, обладают пластичностью в личиночной фазе, переходя к пелагическому развитию или наоборот. В противоположность этому, почти все иглокожие с живородящими или непитающимися пелагическими личинками совсем утратили структуры, которые нужны для личиночного питания. В этой группе после того, как питающаяся личиночная стадия исчезла, она не восстанавливается. В некоторых таксонах такое отсутствие пластичности может привести к относительно плохо приспособленному онтогенезу (Strathmann, 1975). При исследовании способов личиночной адаптации следует избегать таксонов, для которых вероятны подобные случаи онтогенеза и происхождения.

## СИГНАЛИЗАЦИЯ, ПОСЕЛЕНИЕ И УСПЕХ БЕНТИЧЕСКОГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

Пелагические личинки прикрепленных беспозвоночных должны выбрать место, на котором они начнут бентическую жизнь. Последующие выживание и успешное размножение зависят от способности личинок "предвидеть" предпочтительность данного места по ограниченно доступным сигналам. Недавно Крисп (1974) сделал обзор типов сигналов, которые используются личинками. Личинки всех главных таксонов могут задерживать оседание при отсутствии подходящего субстрата. Многие личинки становятся менее специфичными в выборе субстрата по мере того, как период задержки возрастает. Это может представлять собой равновесие между опасностями продолжаемой пелагической жизни в ожидании лучшего места и опасностями, связанными с менее благоприятным субстратом (Doyle, 1975).

Соответствие сигналов, используемых личинками, можно изучать путем исследования последующих их выживания и размножения. Например, циприсовидные личинки *Balanus balanoides* предпочитают поселяться в ямах или в щелях

(Crisp and Barnes, 1954), и выживание лучше в таких местах, чем в выпуклых поверхностях (Connell, 1961). Стеббинг (Stebbing, 1972) показал, что личинки серпулид и мшанок предпочитают поселяться на более молодых частях таллома *Laminaria* и предполагает, что, во-первых, так как молодые части существуют дольше, возможная продолжительность жизни животных также увеличивается и, во-вторых, наличие выбора может уменьшить скопление молоди. Данные примеры указывают на способность тонко отличать сигналы о предпочтительных субстратах.

Отсутствие специфичности в личиночном поселении также может быть адаптивным. Гурли (Hurley, 1973) обнаружил, что личинки *Balanus pacificus* с легкостью поселяются на разнообразном субстрате в противоположность более специфичным в этом отношении личинкам *Balanus balanoides*, что отмечали Барнс, Крисп, Найт-Джонс и другие. Кроме того, Гурли показал, что *B. pacificus* является хорошо приспособляющимся видом с быстрым ростом и ранним размножением и, возможно, что его устойчивость зависит от временной колонизации нового субстрата, который еще не заселен другими животными.

Внутривидовая изменчивость предпочтения того или иного субстрата также исследовалась и обнаруживает сложность оптимальной сигнализации. Найт-Джонс и др. (Knight-Jones, et al., 1971) показали различное отношение к субстрату личинок из разных районов. Личинки *Spirorbis borealis* поселялись предпочтительно на *Fucus vesiculosus* или на *Fucus serratus* в зависимости от благоприятствия и обилия видов водорослей в каждом районе. Различие в предпочтении, вероятно, генетическое. Дойл (Doyle, 1975) представил модель, в которой преимущество предпочтения того или иного субстрата зависит от опасностей, связанных с задержкой метаморфоза, от вероятности встречи и выживания на каждом типе субстрата и от пространственного распределения смесей типов субстрата. Его предварительные наблюдения над выбором водорослевого субстрата личинками *Spirorbis borealis* согласуются с его моделью. *Spirorbis* имеет краткий пелагический период. Местные различия в предпочтении субстрата менее вероятны при более сильном рассеивании.

В пределах популяции некоторые генотипы лучше выживают в одном местообитании, а другие - в другом. Отборные смерти, которые увеличивают издержки рассеивания, дошли бы до минимума, если бы каждый генотип поселялся предпочтительно в местообитании лучше всего подходящим для него. Это можно было бы осуществить соответствующим сочетанием генов. Но еще не доказано, что это явление действительно имеет место. Стругсакер (Struhsaker, 1968) исследовал полиморфизм *Littorina picta*, у которой частота особей с шероховатой раковиной и особей с гладкой раковиной изменялась в соответствии с типом берега и силой волн. Выведение личинок

показало, что различия в типе раковин наследственные. Но в данном местообитании очень молодые моллюски обнаруживают большее разнообразие типов раковин, чем более старые. Таким образом, по-видимому, личинки обеих форм поселялись на разных типах берега, и селективная элиминация вызывает наблюдаемое распределение их. Вероятно, в этой популяции селективная элиминация приводит к более высоким издержкам рассеивания, потому что различные морфы не поселяются преимущественно на субстрате, который им соответствует.

Плохой выбор, сделанный личинками, может быть следствием невозможности обнаружить соответствующие сигналы, либо отсутствия таковых. Гэйвард и Гарви (Hayward and Harvey, 1974) отмечают, что мшанка *Alcionidium* предпочтительно поселяется в желобках на *Fucus serratus*, что, по-видимому, является наиболее благоприятным для них местом. Эта же мшанка поселяется также в некротических депрессиях таллома на плоской части, которые увеличиваются так, что мшанки, осевшие там, погибают. В данном случае эта обычно приспособительная реакция мшанок оказалась неадаптивной.

*Balanus glandula* может быть примером трудностей сигнализации в географических районах большего масштаба. Коннелл (Connell, 1970) показал, что *B. glandula* на скалистых берегах острова Сан-Хуан поселяется как в верхнем, так и среднем горизонтах литорали, но выживает до размножения только в верхнем. То же самое справедливо для скалистых участков открытого побережья штата Вашингтон. Затруднения морского желудя в сигнализации соответствующих горизонтов литорали возникают из-за иного характера распределения их на скалах, которые окружены песком или илом, или на скалистых берегах защищенных заливов, как например, в Пюджет Саунд. В этих районах многие *B. glandula* выживают и размножаются в среднем и нижнем горизонтах литорали.

Мало имеется непосредственных свидетельств, что личиночное предпочтение того или иного субстрата приводит к выбору более благоприятного из них субстрата, когда каждый занимает большую площадь. Изучение Мууса (Muus, 1973) инфаунальных двустворчатых моллюсков более всего приближается к решению этого вопроса. Из воды, несущей личинки и протекающей через два района, отбирались пробы; при этом очень ранняя молодь различных видов была обильна только либо в одном, либо в другом районе. Поэтому, если не были сильны различия в ранней смертности, можно сделать вывод, что многие личинки отклонили один район, чтобы поселиться в другом, который им встретился на пути.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем обзоре рассматривается адаптивное значение пелагических личинок, исходя из взаимоотношений между различными частями сложных жизненных циклов и между



типами личиночного развития и средой. Существует много гипотез по адаптивному значению указанных жизненных циклов, но имеется и явный недостаток количественных сравнительных исследований, чтобы проверить эти гипотезы. Способы личиночного рассеивания и изменчивость в бентосе, которая благоприятствует такому рассеиванию, особенно трудно наблюдаемы и представляют собой наибольшие препятствия для понимания этих жизненных циклов.

#### ВЫРАЖЕНИЕ БЛАГОДАРНОСТИ

Обсуждение доклада сотрудниками Фрайдэй-Харбор Лаборатории и поддержка Национального научного фонда в виде субсидии #DES 74-21498 помогли приготовлению настоящего обзора.

# ЛИТЕРАТУРА

- Banse, K. 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Progress in Oceanography*, 2: 53-125.
- Barnes, H., and Barnes, M. 1965. Egg size, nauplius size, and their variation with local, geographical, and specific factors in some cirripedes. *J. Anim. Ecol.*, 34: 391-402.
- Barnes, H., and Costlow, J. 1961. The larval stages of *Balanus balanus* (L.) DaCosta. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 41: 59-68.
- Barnes, H., and Powell, H. T. 1950. The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *Balanus balanoides*, after a heavy initial settlement. *J. Anim. Ecol.*, 19: 175-179.
- Bayne, B. L. 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *J. Anim. Ecol.*, 33: 513-523.
- Bayne, B. L. 1972. Some effects of stress in the adult on the larval development of *Mytilus edulis*. *Nature*, 237: 459.
- Bayne, B. L., Gabbott, P. A., and Widdows, J. 1975. Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. *J. mar. bio. Ass. U. K.*, 55: 675-689.
- Birkeland, C., Chia, F. S., and Strathmann, R. R. 1971. Substratum selection, delay of metamorphosis and growth in the sea star, *Mediaster aequalis* Stimpson. *Biol. Bull. mar. bio. Lab. Woods Hole*, 141: 99-108.
- Bousefield, E. L. 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Maramichi estuary. *Bull. Nat. Mus. Can.*, 137: 1-69.
- Buchanan, J. B. 1967. Dispersion and demography of some infaunal echinoderm populations. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 20: 1-11.
- Chia, F. S. 1970. Reproduction of arctic marine invertebrates. *Mar. Pollution Bull.*, 1 (5)
- Chia, F. S. 1971. Oviposition, fecundity, and larval development of three Saccoglossan opisthobranchs from the Northumberland coast, England. *Veliger*, 13: 319-325.

- Connell, J. H. 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogs.*, 31: 61-103.
- Crisp, D. J. 1958. The spread of *Elminius modestus* in northwestern Europe. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 37: 483-520.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoreception in Marine Organisms*, pp. 177-265, ed. by P. T. Grant and A. M. Mackie. San Francisco: Academic Press.
- Crisp, D. J., and Barnes, H. 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J. Anim. Ecol.*, 23: 142-162.
- Dehnel, P. A. 1955. Rates of growth of gastropods as a function of latitude. *Physio. Zool.*, 28: 115-144.
- Doyle, R. W. 1974. Choosing between darkness and light: the ecological genetics of photic behaviour in the planktonic larva of *Spirorbis borealis*. *Mar. Biol.*, 25: 311-317.
- Doyle, R. W. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Amer. Nat.*, 100: 113-127.
- Efford, I. A. 1969. Egg size in the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana*, 16: 15-26.
- George, J. D. 1967. Cryptic polymorphism in the cirratulid polychaete, *Cirriiformia tentaculata*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 47: 75-79.
- Greer, D. L. 1962. Studies on the embryology of *Pycnopodia helianthoides* (Brandt) Stimpson. *Pac. Sci.* 16: 280-285.
- Hadfield, M. 1972. Flexibility in larval life patterns. *Amer. Zool.*, 12: 721.
- Hägstrom, B. E., and Lönning, S. 1967. Experimental studies of *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*. *Sarsia*, 29: 165-176.
- Haskin, H. H. 1964. The distribution of oyster larvae. *Occas. Publ. Narragansett Marine Lab., Univ. Rhode Island*, 2: 76-80.
- Hayward, P. J., and Harvey, P. H. 1974. The distribution of settled larvae of the bryozoans *Alcyonidium hirsutum* (Fleming) and *Alcyonidium polyomm* (Hassall) on *Fucus serratus* L. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 54:



- 665-676.
- Helm, M. M., Holland, D. L., and Stephenson, R. R., 1973. The effect of supplementary algal feeding of a hatchery breeding stock of *Ostrea edulis* L. on larval vigour. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 53: 673-684.
- Hendler, G. 1975. Adaptational significance of the patterns of ophiuroid development. *Amer. Zool.*, 15: 691-715.
- Horstadius, S. 1975. A note on the effect of temperature on sea urchin eggs. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 18: 239-242.
- Hughes, D. A. 1972. On the endogenous control of tide-associated displacements of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Biol. Bull.*, 142: 271-280.
- Hurley, A. C. 1973. Larval settling behaviour of the acorn barnacle (*Balanus pacificus* Pilsbry) and its relation to distribution. *J. Anim. Ecol.*, 42: 599-609.
- Hurley, A. C. 1973. Fecundity of the acorn barnacle *Balanus pacificus* Pilsbry: a fugitive species. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 386-393.
- Johnson, M. W., and Johnson, L. T. 1950. Early life history and larval development of some Puget Sound Echinoderms. *Studies Honoring Trevor Kincaid*, pp. 74-84. Seattle: Univ. Washington Press.
- Jung, P. 1975. Quarternary larval gastropods from Leg 15, Site 147, Deep Sea Drilling Project. Preliminary report. *Veliger*, 18: 109-126.
- Knight-Jones, E. W., Bailey, J. H., and Isaac, M. J. 1971. Choice of algae by larvae of *Spirorbis spirorbis*. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 89-104, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- La Barbera, M. 1974. Larval and post-larval development of five species of Miocene bivalves (Mollusca). *J. Paleontol.*, 48: 256-277.
- McLaren, I. A., Corkett, C. J., and Zillioux, E. J. 1969. Temperature adaptations of copepod eggs from the Arctic to the tropics. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 137: 486-493.
- Menge, B. 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, *Leptasterias hexactis*. *Ecology*, 55: 84-93.
- Menge, B. A. 1975. Brood or broadcast? The adaptive

- significance of different reproductive strategies in the two intertidal sea stars *Leptasterias hexactis* and *Pisaster ochraceus*. *Mar. Biol.*, 31: 87-100.
- Mileikovsky, S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10: 193-213.
- Muus, K. 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. *Ophelia*, 12: 79-116.
- Ockelmann, K. W. 1965. Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. *Proc. First Europ. Malac. Congr.*, 1962: 25-35.
- Okubo, A. 1971. Oceanic diffusion diagrams. *Deep-sea Res.*, 18: 789-802.
- Patel, B., and Crisp, D. J., 1960. Rates of development of the embryos of several species of barnacles. *Physiol. Zool.*, 33: 104-119.
- Pearse, J. S. 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common Antarctic asteroid. *Biology of the Antarctic Seas. II. Antarct. Res. Ser.*, 5: 39-85.
- Pearse, J. S. 1969. Slow developing demersal embryos and larvae of the Antarctic sea star *Odontaster validus*. *Mar. Biol.*, 3: 110-116.
- Scheltema, R. S. 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of benthic marine gastropods. *Biol. Bull. (Marine Biol. Lab.)*, 140: 284-322.
- Shuto, T. 1974. Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia*, 7: 239-256.
- Stebbing, A. R. D. 1972. Preferential settlement of a bryozoan and serpulid larvae on the younger parts of *Laminaria* fronds. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 52: 765-772.
- Strathmann, R. R. 1974. The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates. *Amer. Nat.*, 108: 29-44.
- Strathmann, R. R. 1975. Larval feeding in echinoderms. *Amer. Zool.*, 15: 717-730.
- Strathmann, R. R. 1976. Introduction to function and adaptation in echinoderm larvae. *Thalassia Jugoslavia*,

(in press).

- Struhsaker, J. W. 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variation in *Littorina picta* (Prosobranchia: Mesogastropoda). *Evolution*, 22: 459-480.
- Thorson, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders., Plankton*, 4 (1): 1-523.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev. (Cambridge)*, 25: 1-45.
- Turner, V. G. 1965. Some aspects of development in two echinoids. *Amer. Zool.*, 5: 198.
- Underwood, A. J. 1974. On models for reproductive strategy in marine benthic invertebrates. *Amer. Nat.*, 108: 874-878.
- Vance, R. 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates. *Amer. Nat.*, 107: 339-350.
- Wear, R. G. 1974. Incubation in British decapod crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 54: 745-762.
- Williamson, D. I. 1967. Some recent advances and outstanding problems in the study of larval Crustacea. *Mar. Biol. Ass. India Symp.*, 2: 815-823.
- Wood, L., and Hargis, W. J. 1971. Transport of bivalve larvae in a tidal estuary. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 29-44, ed. by D. J. Crisp. New York: Cambridge University Press.
- Yamaguchi, M. 1973. Early life histories of coral reef asteroids, with special reference to *Acanthaster planci* (L.). *Biol. Geol. Coral Reefs*, 2: 369-387.



ИЗУЧЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ СВЕТА И СИЛЫ ТЯЖЕСТИ НА ПОВЕДЕНИЕ  
И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ЛИЧИНОК РАКООБРАЗНЫХ

Richard B. Forward  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Проведены исследования реакций на свет и силу тяжести у свободноплавающих личинок бентосных ракообразных на протяжении всего периода их развития. В целях сравнения изучались виды, которые населяют эстуарии и обитают в прибрежных районах, но основными объектами исследования были личинки краба *Rhithropanopeus harrisi*. Из-за маленьких размеров и быстрых неожиданных передвижений личинок за их поведением наблюдали с помощью микроскопа, объединенного с телевизионной системой.

Личинки *R. harrisi* на стадии зоеа реагируют как на направленный пучок света (фототаксис), так и на поляризованный свет (поляротаксис). Как и для большинства личинок ракообразных, которые обитают в прибрежных районах, их спектральная чувствительность была максимальной в зеленой части спектра. Знак фототаксиса под воздействием света разной интенсивности одинаков на всех стадиях зоеа. После адаптации личинок к свету, фототаксис заключается в положительной реакции при увеличении интенсивности и отрицательной при низкой интенсивности. Отрицательная реакция исчезает после адаптации личинок к темноте. Можно заключить, что на основе таких реакций фототаксиса вертикальная суточная схема миграции для таких личинок сводится к их подъему днем и погружению ночью. Последующие исследования поведенческих реакций на уменьшение интенсивности освещения показывают, что личинкам зоеа крабов присущ теневой рефлекс, который позволяет им избегать хищников. По-видимому, этот рефлекс в естественных условиях позволяет им избегать гребневиков. При уменьшении интенсивности освещения преобладает положительный геотаксис, вызывающий пассивное опускание личинок.

Температура и соленость - два основных фактора окружающей среды, которые влияют на вертикальное распределение зоеа, а также определяют горизонтальные перемещения течений на разных глубинах. У личинок *R. harrisi* при внезапном изменении температуры фототаксис не меняется. Тем не менее,

высокая температура воды, которая обычно наблюдается у поверхности, все же вызывает положительный геотаксис, и, таким образом, личинки уходят отсюда. Личинки могут также избегать слои воды с низкой соленостью, что также бывает у поверхности, так как внезапное понижение солености вызывает положительный геотаксис, а также отрицательный фототаксис. Внезапное попадание личинок в воду с очень высокой соленостью не меняет знака фототаксиса, но вызывает подъем из-за резко выраженного отрицательного геотаксиса. Эти исследования дают возможность судить, какой тип поведения и какие окружающие факторы влияют на вертикальное перемещение и горизонтальный перенос личинок ракообразных.

ЛИЧИНКИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ,  
ПОВЕДЕНИЕ, РАССЕЛЕНИЕ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИХ

R. D. Turner  
Museum of Comparative Zoology  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

Распределение, экология и популяционная динамика видов могут быть поняты в полной мере только тогда, когда будут известны все жизненные циклы этих видов, а для этого необходима возможность определения всех стадий развития. Разные, но равно значимые влияния отбора на личинок, на молодь, претерпевающую метаморфоз, и на взрослых особей морских животных, обитающих в бентосе, — это все находит отражение в успешном размножении и распределении тех или иных видов.

Самцы большинства сидячих и зарывающихся морских беспозвоночных извергают сперму в воду, но у некоторых видов она передается непосредственно от особи к особи, как например, у корабельного червя рода *Bankia* и у морских желудей — *Balanus*. В частности, *Psiloteredo megatara*, поселяющийся в сплавном лесу, уникально приспособлен для обеспечения оплодотворения. Самец выталкивает большой прозрачный мешок со спермой, который принимается вытянутым "поисковым" входным сифоном самки. Защита молоди варьирует у разных видов, но те из них, у которых существует забота о потомстве, всегда принадлежат к числу самых мелких в семействе.

Имеется много литературных данных относительно различных типов личинок беспозвоночных (планктотрофных, лецитотрофных, необитающих в пелагиали, и придонных), об их адаптивной значимости, о их значении в генетическом обмене и в расселении видов. Из моллюсков особое внимание уделено личинкам брюхоногих, по-видимому, потому, что их относительно легко определить. Личинки двустворчатых моллюсков представляют собой один из главных компонентов среди личинок донных морских животных, обнаруженных в ловах, полученных планктонными сетями. Обычно из-за отсутствия четких таксономических признаков они не определяются, или, в лучшем случае, определяются лишь до семейства или рода. В отличие от личиночных раковин брюхоногих моллюсков, которые



часто видны на верхушках раковин молодых взрослых особей, продиссоконхи двустворчатых моллюсков вскоре вскрываются в макушках раковины растущей молодежи. Следовательно, даже молодь устриц, хранящаяся в музейных коллекциях, не может быть полезной для определения.

Существует два способа исследования и определения личинок двустворчатых моллюсков: 1) сбор их в планктоне и разведение их отдельно вплоть до стадии, которая поддается определению, 2) размножение известных взрослых особей и ведение массовых культур личинок вплоть до появления молодежи. При любом способе наступление каждой стадии развития личинок должно документироваться непрерывно путем тщательных измерений и фотографированием как живых, так и фиксированных личинок. Мы использовали оба этих способа и обнаружили, что часто легче определить личинки по их поведению при плавании или ползании, чем по раковинам. Изучение створок раковин под растровым электронным микроскопом показало, что близкие виды имеют отличия в скульптуре и замке раковинки, невидимые под обычным микроскопом. Такие особенности личинки, как например, наличие брюшного зуба и впадины, имеющих на педовелигерной стадии развития *Zirfaea* и *Martesia*, могут указывать на неожиданные филогенетические связи. Измерения створок раковин четырех больших групп личинок *Martesia striata*, полученных от четырех разных самок-производительниц (все были получены при оплодотворении одним и тем же самцом), показали, что средняя длина раковин варьируется до 28  $\mu$ , а также то, что сильно варьировал размер самих педовелигеров. Так как размеры обычно употребляются при видовом определении личинок двустворчатых моллюсков, важно то, что в данном случае данные о размере раковин базировались на многократном выведении личинок, полученных от разных производителей.

По данным наблюдений, проведенных на живых личинках, можно предложить следующее: 1) планктотрофные личинки, обитающие в богатых прибрежных водах, имеют соответственно меньшие лопасти вельюма, чем те, которые адаптировались к обитанию в океанических водах с малым количеством планктона; 2) личинки живородящих видов моллюсков имеют более короткие апикальные реснички, чем личинки яйцекладущих видов и 3) когда личинки двустворчатых моллюсков впервые начинают плавать, они очень чувствительны в температуре и выбирают оптимальную температуру в толще воды. Таким образом, это может удерживать их в слоях, где обеспечивается максимальное питание, а придонных личинок — у дна.

Живородящие виды моллюсков или те, у которых развитие личинок происходит в яйцевой капсуле, распространены более ограничено, чем виды с планктотрофными личинками, если у них нет других способов расселения, как например,

поселение в сплавном лесе, судах или кусках пемзы и т.п. Взрослые особи этой второй группы видов, включая многих древоточцев и обрастателей животных, в целом адаптированы к выживанию в более широких температурных пределах, а, кроме того, обладают способностью удерживать личинок до наступления оптимальных условий. Молодь этих видов появляется уже на стадии оседания и тотчас же может присоединиться к сородичам на том же или на другом подходящем субстрате. Наоборот, личинки яйцекладущих обрастателей, выплод которых произошел в открытом океане, должны проводить месяц или более в планктоне, и они гибнут в море при поиске подходящего субстрата для оседания.

Предыдущие исследования размножения подчеркивали поедание хищниками личинок в планктоне, но нами выявлено, что самая высокая смертность личинок чаще проявляется во время оседания, когда в период метаморфоза происходят большие анатомо-физиологические изменения. Хотя способность замедлять метаморфоз при отсутствии подходящего субстрата важный фактор выживания многих личинок, эффект ложных "пусковых схем", как например, эффект "*gelbstoff*" на педовелигеры *Teredo navalis*, порой может быть опустошительным; как только метаморфоз начался, преобразование личиночных органов и развитие новых должны идти в определенной последовательности. Замедление, перерыв или блокировка процесса любым физико-химическим агентом приводит к уродству или гибели; например, присутствие обтусаквинона в древесине красных тропических пород (*Dalbergia*) не препятствует оседанию педовелигеров древоточцев, но прекращает последующий метаморфоз и препятствует проникновению в древесину, блокируя фермент фенолоксидазу и тем самым нарушая развитие раковины.

## ЗНАЧЕНИЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ ДЛЯ МОРСКИХ ОБРАСТАТЕЛЕЙ

Rudolf S. Scheltema  
Woods Hole Oceanographic Institution  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Почти для всех морских организмов-обрастателей характерна свободноживущая личиночная стадия. Продолжительность этой стадии различна у разных видов беспозвоночных: от нескольких часов у серпулид до нескольких недель у морских желудей и даже до 6 месяцев или целого года у ряда тропических видов (Scheltema, 1971b). Главное биологическое значение пелагической стадии развития для морских обрастателей заключается в следующем: во-первых, планктонные личинки способствуют расселению данного вида и постоянному расширению его ареала за счет освоения новых местообитаний; во-вторых, рассеивание личинок обеспечивает генетический обмен (так называемый поток генов) между популяциями и, таким образом, влияет на степень генетически закрепленных различий в пределах одного вида; в-третьих, личинки играют роль в выборе субстрата, т.е. оседание личинки определяет место прикрепления взрослой стадии. Таким образом, личинки могут влиять на внутри- и межвидовые отношения в пределах сообществ обрастателей.

## РАССЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОБРАСТАТЕЛЕЙ

Обнаружение пелагических личиночных форм во всех умеренных и тропических прибрежных водах, над континентальным шельфом, в закрытых мелководных морях и в системах главных океанических течений убедительно доказывает, что пелагические личинки представляют собой механизм расселения сидячих форм вдоль берегов и даже через такие зоогеографические барьеры, как бассейны океанов. Исследования последних 15 лет (Mileikovsky, 1966; Robertson, 1964; Scheltema, 1964, 1968, 1971a, 1972) показали, что некоторые дальнестранствующие личинки мелководных прикрепленных организмов могут переноситься через тысячи километров в открытом море. Виды



с "дальними" личинками имеют очень широкие ареалы. Известные из литературы примеры по дальнестранствующим личинкам касаются главным образом видов донных сообществ.

Но существуют и личинки обрастателей, широко распространенные в открытом море. Например, цифонаутес, личинки, принадлежащие мшанкам отряда *Cheilostomata*, могут быть встречены на всем протяжении Гольфстрима и в Саргассовом море (рис. 1). Хотя личинки еще не идентифицированы, вероятно, они принадлежат главным образом *Membranipora tuberculata*, поселяющемуся на водоросли *Sargassum*, обитающей в открытом море. Другие личинки обрастателей, обитающих в открытом море — наутилиусы и циприсовидные личинки морских уток, преимущественно родов *Lepas* и *Conchoderma* (рис. 2). Взрослые формы обоих родов прикрепляются к предметам, дрейфующим далеко от берегов. Велигеры древоточцев *Teredinidae* (корабельных червей) также встречаются в открытом море умеренных и тропических районов Атлантического океана (Scheltema, 1971c); они принадлежат минимум к двум родам.

Расселение обрастателей с помощью пелагических личинок может сопровождаться, а в некоторых случаях заменяться "рафтингом" взрослых форм. Под "рафтингом" понимается механизм переноса организмов на плавучих предметах. Вероятно, рафтинг как механизм расселения имеет большое значение только для обрастателей. В трех вышеприведенных примерах (для мшанок, морских уток и корабельных червей) наряду с разносом личинок возможен и рафтинг на большие расстояния. Некоторые виды обрастателей, у которых пелагические личиночные стадии очень короткие, несомненно, имеют широкие ареалы исключительно благодаря рафтингу. Корабельный червь *Lyrodus pedicellatus* с односуточной пелагической личинкой имеет широкотропический ареал благодаря переносу на плавучих деревянных предметах (Turner, 1966). Гидроиды (*Coelenterata*) с короткими пелагическими стадиями также имеют, очевидно, широкие ареалы, благодаря рафтингу дальнего действия.

Некоторые виды обрастателей чередуют перенос взрослых форм с разносом пелагических личинок, достигая таким образом расселения на большие расстояния в открытом море и даже через бассейны океанов. Такое явление можно назвать "прыганьем" с одного "подвижного острова" на другой. Однако из-за того, что дрейфующие предметы относительно редки в открытом море, вероятность встречи личинки с таким предметом очень незначительна (Scheltema, 1971c).

Резюмируя, можно сказать, что максимальное расстояние, на которое проникает данный вид, зависит от способности взрослого организма к выживанию на дрейфующих предметах. С другой стороны, расстояние, на которое проникает дальнестранствующая личинка, зависит от скорости морских течений и от ее способности оседать на субстрат. Последний вопрос рассматривался ранее (Scheltema, 1967, стр. 262, 263; Doyle, 1975).

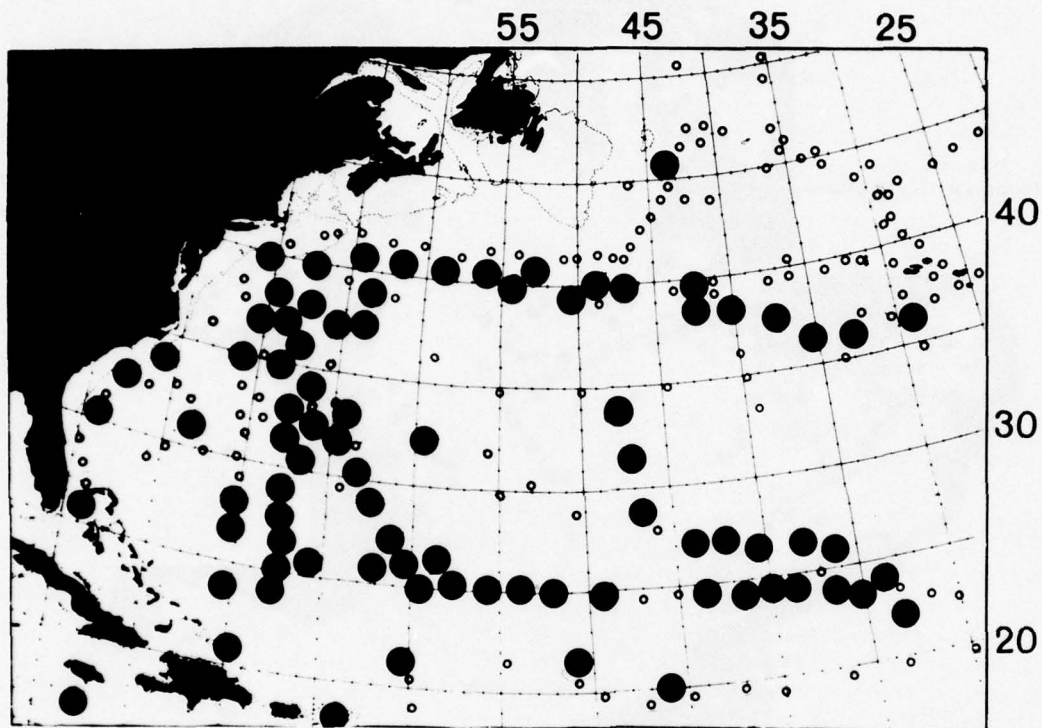


Рис. 1. Распространение цифонаутес - личинок мшанок отряда *Cheilostomata* - в западной части Атлантического океана и в Саргассовом море. Большинство личинок, вероятно, принадлежит к *Membranipora tuberculata*, обычно встречающейся на саргассах. Крупными черными кружочками показаны места, где эти личинки обнаружены в пробах планктонных буксировок; маленькими белыми кружочками отмечены места, где личинок не оказалось.

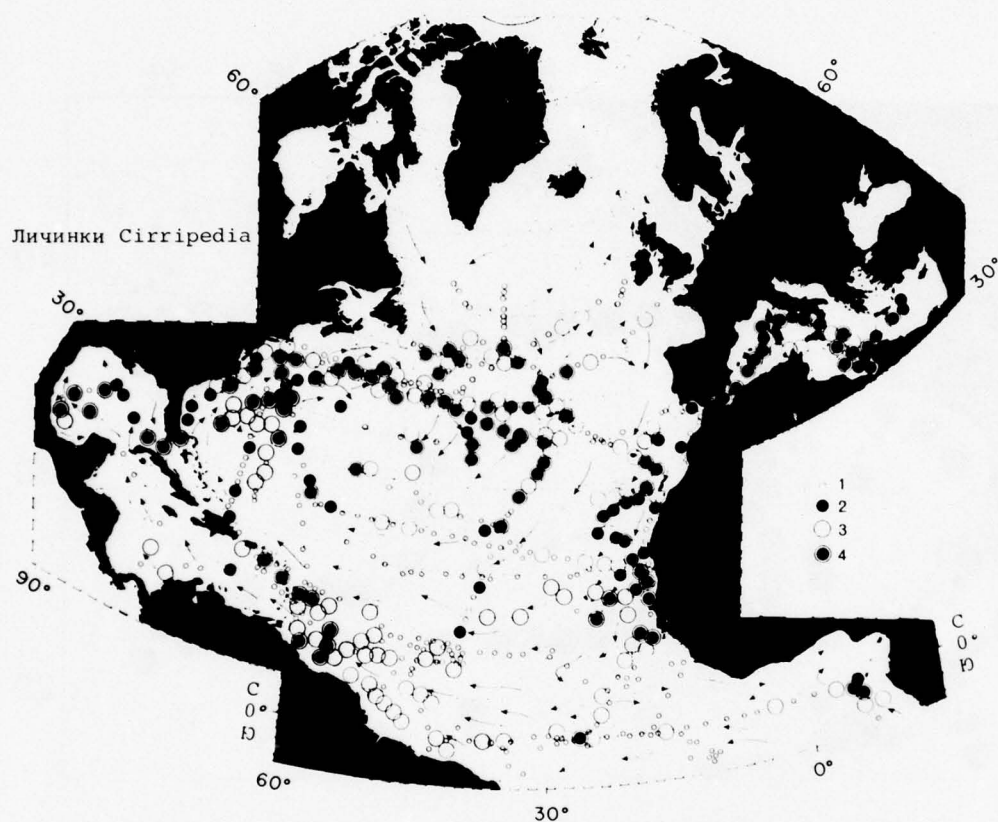


Рис. 2. Распределение личинок морских желудей в северной и экваториальной частях Атлантического океана. Точно личинки не идентифицированы, но они принадлежат, главным образом, к родам *Lepas* и *Conchoderma*. 1 - районы, где личинки не встречены, 2 - районы, где встречены науплиусы, 3 - районы, где обнаружены циприсовидные личинки, 4 - районы обнаружения науплиусов и циприсовидных личинок. Стрелками показаны поверхностные течения, соответствующие, как полагают, направлению расселения личинок. Расселение на восток вдоль экватора с экваториальным течением или течением Ломоносова не показано. На неретическую природу циприсовидных личинок указывает отсутствие более ранней науплиальной стадии в среднеекваториальной Атлантике.



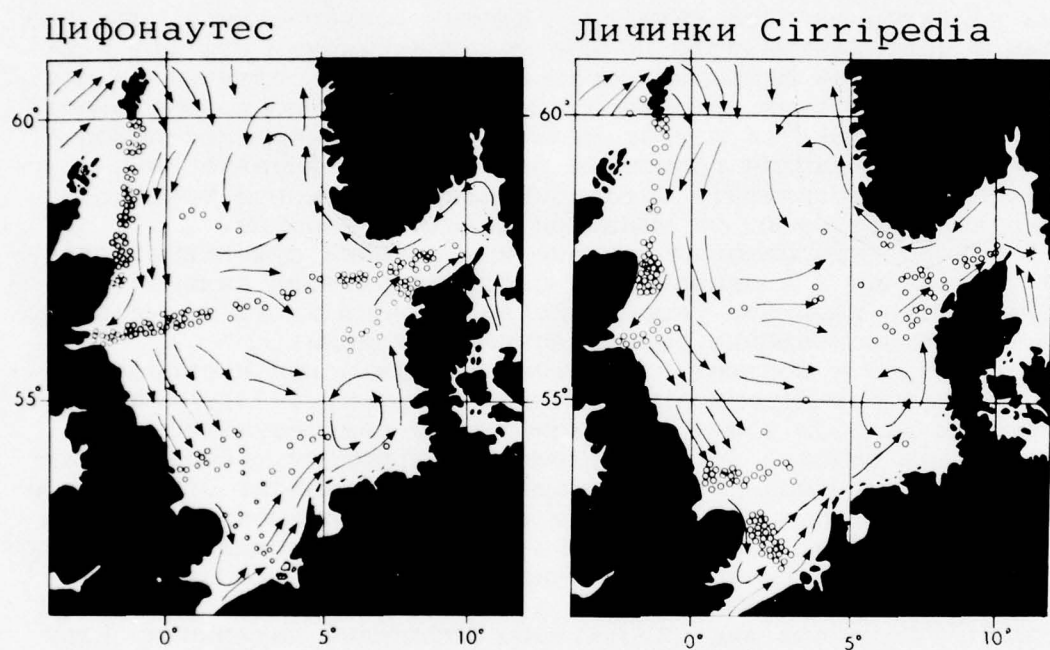


Рис. 3. Распределение личинок мшанок и морских желудей в Северном море. Глубины не превышают 200 м, а в районе Доггер-Банк глубина менее 50 м. Однако глубинный желоб, превышающий 200 м на шельфе, простирается от Балтийского моря вдоль южного и западного побережья Норвегии. Кружками отмечены места обнаружения личинок. Стрелками отмечены возможные пути расселения личинок поверхностными течениями (данный рисунок видоизменен по Rees, 1954).

Разнос личинок вдоль континентального шельфа и в прибрежных водах исследовался преимущественно в умеренных и бореальных районах. Пелагическая ларвальная стадия видов умеренных широт длится обычно 2-6 недель (Thorson, 1961), но даже за этот срок небольшое течение (0.5 км/час) может перенести личинку на 150-500 км.

Структура потоков в береговых районах всегда сложна, поэтому редко личинка переносится прямо с одного места на другое. Береговые течения заметно меняются и по скорости, и по направлению в зависимости от сезона; эти изменения влияют на характер разноса личинок. Карты среднемесячной циркуляции у континентального шельфа между эстуарием Святого Лаврентия и южной флоридой показывают большие сезонные изменения поверхностных потоков в период с весны до позднего лета (Vimpus, 1973). К югу от мыса Гаттерас прибрежная поверхностная циркуляция полностью меняет свое направление в августе, в результате чего возникает постоянное течение, направленное на юг от мыса Код до южной Флориды.

Благодаря сезонным изменениям течений существуют сезонные различия в направлении и скорости разноса личинок. Чтобы изучать характер расселения вида, надо знать время нереста и местонахождение родительской популяции.

Бывают и большие изменения в направлении и скорости поверхностных и придонных течений (Vimpus, 1973). Над материковым шельфом у американского побережья результирующее придонное течение всегда направлено к берегу. Поэтому направление миграции личинок в этом районе зависит от их вертикального распределения. Судя по возвращающимся дрейфующим бутылкам, можно заключить, что вероятность попадания личинки в береговую циркуляцию увеличивается в направлении от края материкового шельфа к берегу и от поверхности к придонным слоям. Если для вида характерно опускание личинки по мере развития в придонные слои, очевидно, происходит миграция этих поздних стадий с придонным потоком к берегу. Торсон (Thorson, 1964), суммируя литературные данные, доказал, что большая часть поздних личинок отрицательно фототрофична и поэтому, действительно, опускается в придонные горизонты.

Так как личинки беспозвоночных встречаются обычно в районе материкового шельфа, можно предполагать, что вышеупомянутый механизм течений способен удерживать их в этом районе (Nichols, Kenney, 1963; Scheltema, неопубликованные данные). Исследования в других акваториях показали, что аналогичные гидрологических режимы таким же образом способствуют удерживанию личинок возле берегов (Knudsen, 1960; Makarov, 1969; Scheltema, неопубликованные данные). Несмотря на то, что миграции личинок обростателей еще мало исследованы, известно, что в большинстве случаев они держатся в прибрежных районах. Рис (Rees, 1954) составил карту распределения личинок мшанок и морских желудей на мелководье Северного моря. Сравнение схемы направления поверхностных течений с

картой распределения личинок показывает, что личинки могут легко переноситься вдоль всего побережья этого внутреннего моря.

Для понимания вопроса о разносе пелагических личинок внутри эстуария и от одного эстуария к другому следует учитывать следующие обстоятельства: во-первых, количество личинок, выносимых из эстуария (эти личинки хотя и потеряны для данной популяции, участвуют в расширении ареала вида и обеспечивают поток генов в популяциях соседних эстуариев); во-вторых, число личинок, оставшихся в данном эстуарии (при оседании эти личинки участвуют в поддержании данной популяции); в-третьих, число личинок, которые поступают в эстуарий из другого района (эти личинки вводят новые генетические различия и поддерживают генетическое единство с соседними популяциями).

Кетчам (Ketchum, 1954) и Эйерс (Ayers, 1956) рассматривали потерю личинок, вызванную смертностью и выносом из эстуария. С помощью уравнений выноса из эстуария, выведенных Кетчамом, и известного уравнения смертности популяции, Эйерс показал, что в вертикально однородном эстуарии с высокой скоростью течения аборигенные личинки не могут завершить онтогенез, и популяции данного эстуария, таким образом, зависят исключительно от иммигрирующих, принесенных приливом личинок, готовых к оседанию.

Сохранение пелагических личинок в акватории эстуария было рассмотрено для нескольких прибрежно-равнинных эстуариев, в которых поток относительно малосоленой воды стекает вдоль поверхности, а у дна к верху эстуария движется не вызванный приливами поток относительно плотной и соленой воды (Pritchard, 1955). Солевой баланс и постоянство объема обеспечивается медленным вертикальным перемешиванием воды со дна до поверхности (Pritchard, 1952). Сохранение личинок морских желудей в эстуарии Мирамичи (Канада) исследовано Баусфилдом (Bousfield, 1955). С помощью горизонтальных планктонных ловов выявлено, что каждая последующая науплиальная стадия живет глубже предыдущей. Поэтому, если ранние науплиусы переносятся к устью, то поздние перемещаются потоком к верху эстуария, так как находятся ниже нулевого уровня результирующего течения. К моменту оседания большинство циприсовидных личинок уже возвращается к месту обитания родительской популяции. Показано, что сохранение личинок устриц в эстуарии реки Джеймс обусловлено сходной системой, но, по мнению Вуда и Гаргиса (Wood, Hargis, 1971), картина осложняется тем, что велигеры поднимаются в направлении над дном только во время прилива, что увеличивает их суммарную скорость продвижения вверх.

До настоящего времени не найдено способа отличать иммигрировавших личинок от аборигенных, что осложняет исследование интродукции новых организмов из других акваторий. Характерно, что на континентальном шельфе восточной



Атлантики придонные личинки переносятся к берегу и в устье эстуария. Зная число личинок вне эстуария, направление, скорость и вероятность дрейфа к берегу (по данным дрейфующих приборов), можно приблизительно оценить количество пелагических личинок, которые должны вернуться к берегу или попасть в эстуарий. Однако исходное местообитание этих личинок остается неизвестным.

Для понимания характера расселения личинок в системе эстуариев необходимо одновременно изучать потерю, сохранение и иммиграцию пелагических стадий в данном эстуарии. Такие исследования еще нигде не велись.

Резюмируя, можно сказать, что личинки эффективно поддерживают популяции и расширяют ареалы видов. В следующей главе рассматривается влияние разноса личинок на генетический обмен между различными популяциями.

#### СВЯЗЬ РАЗНОСА ЛИЧИНОК С ГЕНЕТИЧЕСКИ ОПРЕДЕЛЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ ОБРАСТАТЕЛЕЙ

До последнего времени мало исследовались факторы, влияющие на географическую изменчивость популяций морских беспозвоночных. Географическая изменчивость может быть или прерывистой (с резкими различиями между пространственно удаленными популяциями), или непрерывной (с постепенными изменениями от одной популяции к другой). Более того, не все признаки в пределах одного вида изменяются одинаково: изменчивость по одним признакам может быть дискретной, а по другим - непрерывной, или отсутствовать вовсе.

Существуют два типа географической изменчивости в популяциях. Во-первых - ненаследственные адаптации, обусловленные экофенотипическими реакциями на местные условия существования популяции (морфологические адаптации, физиологическая акклимация) (Mayr, 1963: стр. 140, табл. 7-1). Поскольку такая изменчивость не закрепляется в последующих поколениях, она не рассматривается в настоящем докладе. Во-вторых, существуют генетически определенные наследственные адаптации, которые в свете современной теории отражают а) различия в характере и интенсивности естественного отбора в пределах популяции и б) характер влияния потока генов между географически удаленными популяциями. Генетические различия в маленьких или краевых популяциях обусловлены, как иногда говорят, "генетическим дрейфом" или "эффектом основателя".

Принято считать, что в стабильных и однородных условиях естественный отбор уменьшает генетически закрепленные различия, но существуют другие механизмы, которые противодействуют этой тенденции (например, плейотропия - способность гена одновременно влиять на несколько признаков, или эпистаз - взаимодействие между неаллельными генами). Новые, генетически закрепленные различия могут появляться в данной

популяции благодаря двум механизмам: путем спонтанных мутаций генов и (вероятно чаще) благодаря потоку генов - обмену генетической информацией между различными популяциями путем разноса пелагических личинок. Однако, даже если поток генов посредством разноса пелагических личинок возможен, генетические различия в разных популяциях между взрослыми особями поддерживаются под воздействием естественного отбора. В ряде работ показано, что воздействие естественного отбора в одной популяции существенно, даже если у вида длительная пелагическая стадия (до нескольких недель) (Struhsaker, 1968; Koehn, Mitton, 1972; Levinton, 1973; Boyer, 1974). Результаты этих работ (с применением преимущественно электрофоретических методов) показали, что естественный отбор в значительной мере определяется воздействием физических условий среды.

Отсутствие генетически определенной географической изменчивости служит показателем неограниченного потока генов в пределах ареала данного вида. Гуч и другие (Gooch *et al.*, 1972) показали равенство частот встречаемости генов в популяциях брюхоногого моллюска *Nassarius obsoletus* на большей части ареала, что объясняется потоком генов благодаря расселению пелагических личинок.

Сравнив два вида брюхоногих моллюсков приливной зоны (*Nassarius obsoletus* и *Littorina saxatilis*), Снайдер и Гуч (Snyder, Gooch, 1973) показали, что существует "строгая корреляция между дифференциацией популяций и способностью к расселению". Бергер (Berger, 1973) пришел к такому же выводу, работая по трем видам *Littorina*. Популяции *Littorina littorea* с пелагической личинкой оказались генетически сходными, а популяции *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis*, у которых пелагическая стадия отсутствует, оказались существенно различными.

Эти примеры доказывают, что и естественный отбор, и поток генов, связанный с разномом личинок, имеют значение в определении степени генетически определенной географической изменчивости морских беспозвоночных. Гуч (Gooch, 1975) сделал полезный обзор литературы по популяционной генетике морских беспозвоночных.

До настоящего времени генетически определенная изменчивость исследовалась лишь для немногих видов обрастателей (*Mytilus edulis* исследовали Koehn, Mitton, 1972; Milkman *et al.*, 1972; Boyer, 1974; мшанок *Schizoporella errata* и *Bugula stolonifera* - Gooch, Schopf, 1970). В то же время многие обрастатели могут служить очень подходящими объектами для изучения географической изменчивости. Из-за того, что экофенотипические определенные особенности морфологии, физиологии и поведения могут проявляться уже на ранних стадиях онтогенеза (даже при изменениях окружающей среды, Kinne, 1962), часто бывает трудно отличить генетические признаки от фенотипических. Поэтому только экспериментально,

прослеживая онтогенез в лабораторных условиях, можно отличить генетически определенные изменения от тех, которые обусловлены окружающей средой. Для подобных экспериментов могут быть использованы те виды обростателей, которые 1) относительно легко содержатся в лабораторных условиях, 2) имеют короткий жизненный цикл, 3) дают изобильное потомство и 4) имеют широкий ареал. Понимание географической изменчивости морских обростателей имеет большое значение для борьбы с ними. Так например, не может быть принято положение, что вид будет реагировать сходным образом как в физиологическом плане, так и в отношении требований к местообитанию на всем протяжении своего ареала (Knight-Jones *et al.*, 1971; Doyle, 1975).

#### ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК ОБРАСТАТЕЛЕЙ И ВЫБОР МЕСТООБИТАНИЯ

Момент выбора пелагической личинкой места прикрепления очень важен для выживания взрослого организма. Действительно, данные исследований последних 50 лет показали, что оседание личинки на субстрат происходит не случайно, а носит избирательный характер: насколько это возможно, личинки проявляют отчетливое предпочтение определенным местам прикрепления. Слово "оседание" употребляется здесь как экологический термин, обозначающий завершение пелагической стадии онтогенеза и переход к сидячему или прикрепленному образу жизни. И физические, и биологические условия среды влияют на характер оседания.

Существует два типа физических особенностей среды, влияющих на оседание: свойства субстрата и векторные факторы - течения, сила тяжести, свет.

Свойства субстрата - структура, рельеф, цвет влияют на поведение циприсовидных личинок морских желудей при оседании (Crisp, Barnes, 1954; Barnes, 1956). Кольчатый червь *Hydroides* - типичный для умеренно-теплых и тропических районов обростатель, предпочитает для поселения неровный субстрат, а планула гидроида *Tubularia larynx* не реагирует на структуру субстрата. Американская устрица *Crassostrea virginica* активно предпочитает ровный рельеф. По-видимому, нет общей закономерности относительно выбора личинками разных видов структуры поверхности дна. Показано, что рельеф дна существенно влияет на поселение морских желудей - циприсовидные личинки предпочитают, главным образом, впадины и углубления (Crisp, Barnes, 1954).

Чтобы понять характер влияния физических особенностей среды на оседание личинок, лучше всего исследовать их поведение непосредственно перед и в момент оседания. Подобные исследования уже проводились над бореальным видом морского желудя *Balanus balanoides*, кольчатым червем *Spirorbis spirorbis*, европейской устрицей *Ostrea edulis*. Объяснение



поведения личинок должно основываться на знании соответствующих рецепторов, но до настоящего времени подробности морфологии и функции этих структур не вполне изучены, хотя особенности микроскопической анатомии в момент оседания уже известны. Тщательное исследование сенсорных органов морских обрастателей в момент оседания особенно важны для борьбы с обрастаниями.

Исследовалось влияние течений на оседание циприсовидных личинок морских желудей. Скорость течения над предполагаемым местом оседания и градиент этой скорости в направлении от поверхности существенно влияют на прикрепление (Crisp, 1974). Однако этот градиент зависит от структуры поверхности субстрата, то есть от ее шероховатости и рельефа дна. Циприсовидные личинки не прикрепляются при очень низком градиенте скорости. По-видимому, существует оптимальный градиент, и вероятность прикрепления уменьшается, когда действительный градиент выше или ниже оптимального. Питание организмов в постларвальный период зависит от течения, так что ориентация в отношении направления и скорости течений при оседании адаптивно связана с выживанием.

В естественных условиях бывает трудно отличить световые реакции организмов от гравитационных: например, невозможно дифференцировать отрицательный фототропизм от положительного геотропизма, или же отрицательный фотокинез от последующих гравитационных эффектов. Чтобы объяснить данные, полученные в естественных условиях, необходимо понимать особенности поведения личинок. С другой стороны, в лабораторных условиях трудно воспроизвести естественную освещенность из-за преломляющих свойств закрытых сосудов. Однако опыты в естественных условиях позволяют предполагать, что большинство личинок предпочитает для оседания затененные места и избегает прямых источников света. Наличие статацистов у некоторых личинок (например, у двустворчатых моллюсков) дает основание думать, что сила тяжести влияет на ориентацию таких видов.

Литература о влиянии физических факторов среды на оседание морских личинок систематизирована Криспом (Crisp, 1974). Торсон (Thorson, 1964) дал обзор роли света как экологического фактора, влияющего на поселение морских беспозвоночных.

Биологические факторы среды, влияющие на характер оседания личинок беспозвоночных-обрастателей, можно подразделить на три общие категории (Scheltema, в печати): 1) реакции личинок на пленку микрофлоры, покрывающую тонким слоем поверхность субстрата; 2) внутривидовые или "стадные" реакции, то есть поведение личинки, обусловленное соседством уже осевших личинок того же вида, и 3) межвидовые реакции, т.е. реакции личинок, вызванные соседством организмов других видов беспозвоночных в данном сообществе обрастателей.

Если предметные стекла или любые другие гладкие поверхности погружать в море на 24 часа, на них образуется слизистый слой бактерий и тесно связанных с ним микроорганизмов. Цобелл и Аллен (Zobell, Allen, 1935) предположили, что такой слой - предпосылка для последующего оседания обрастателей. Вуд (Wood, 1950) установил, что основным слизистый слой образуется не бактериями, а "спорами морских водорослей, диатомеями и аморфными органическими материалами" и заключил, что бактерии играют только вторичную роль в образовании этого слоя. Возникает вопрос, действительно ли присутствие слизистого слоя есть обязательный этап в экологической сукцессии сообщества обрастателей (как предположил Цобелл), или организмы обрастатели могут поселяться прямо на только что погруженную поверхность. Мшанка *Bugula neritana* исследовалась в лабораторных условиях (Miller, Rapean, Whedon, 1948) и естественной среде (Scheer, 1945). Предполагается, что слизистый слой, хотя и облегчает оседание личинки мшанки, но не является обязательным условием ее поселения на субстрате.

Последующие данные, полученные в лабораторных и естественных условиях, свидетельствуют о том, что слизистый слой действительно облегчает оседание целого ряда обрастателей (Cole, Knight-Jones, 1949 исследовали *Ostrea edulis*; Knight-Jones, 1951 - *Spirorbis borealis*; Wisely, 1958 - мшанку *Watersipora cucullata*).

Мюллером (Müller, 1973) подробно исследовалась особая роль бактерий в поселении *Hydractinia*. И все же известны некоторые виды, например гидроид *Tubularia larynx*, личинки которых не реагируют на присутствие слизистого слоя.

"Привлекательность" слизистого слоя в качестве места поселения обрастателей зависит от его микрофлористического состава. Мэдоус и Вильямс (Meadows, Williams, 1963) доказали, что степень "привлекательности" для полихеты *Spirorbis borealis* связана с составом морских водорослей в слизистом слое.

Реакция личинок на соседство уже прикрепленных особей того же вида (реакция "агрегатности" или "стадности") исследовалась, главным образом, на устрицах и мшанках. Коул и Найт-Джонс (Cole, Knight-Jones, 1949) установили, что число личинок устриц, поселившихся на субстрат, с которого были сняты уже осевшие постларвальные стадии того же вида, в два-три раза меньше, чем число личинок в контрольных опытах (осевшие постларвальные стадии не снимались). Найт-Джонс и Стивенсон (Knight-Jones, Stevenson, 1950) доказали, что поселение морского желудя *Elminius modestus* происходит интенсивнее в местах, где уже присутствуют только что осевшие организмы того же вида, чем в сходных биотопах, где не оказалось, однако, осевших особей. Они заключили, что проявилась, видимо, реакция "стадности". Дальнейшие исследования доказали, что циприсовидные личинки других видов



(*Balanus balanoides*, *B. crenatus*, *B. amphitrite*, *B. tintinnabulum*, *Chthamalus stellatus*) ведут себя сходным образом, проявляя тенденцию к оседанию около поселений взрослых организмов того же вида. Найт-Джонс смог доказать, что реакция "стадности" высоко видоспецифична. Циприсовидные личинки *Balanus balanoides*, например, поселяются быстрее возле взрослых особей того же вида, чем около сидячих организмов другого вида. Возможно, для некоторых видов, у которых пелагическая стадия слишком растянута (у морских желудей и серпулид), реакция "стадности" заметно ослаблена. Для большинства видов, однако, данные по этому вопросу отсутствуют (Knight-Jones, 1953; Meadows, 1969).

Крисп и Мэдоус (Crisp, Meadows, 1962) подробно исследовали биологическую основу "стадности", обрабатывая инертные поверхности водными экстрактами взрослых морских желудей. Циприсовидные личинки оседали на обработанный таким образом субстрат столь же быстро, как и на субстрат с уже поселившимися взрослыми желудями, проявляя тем самым реакцию "стадности". Оказалось, что фактором "оседания" является некое растворимое в воде вещество, нераспадающееся, термостойкое, резистентное по отношению к жесткой физической и химической обработке. Порог чувствительности циприсовидных личинок *B. balanoides* к экстрактам из их же взрослых стадий  $0.08 \times 10^{-2}$  мг белка на 1 мл. Крисп и Мэдоус заключили, что аттрактант — это растворимая в воде фракция кутикулы артропод и что циприсовидная личинка реагирует на "особую молекулярную конфигурацию белка только при соприкосновении с поверхностью субстрата" и не ориентируется по химическому градиенту. Недавно была сделана попытка определить фактор оседания морских желудей с помощью химического, хроматографического и электрофоретического анализов до некоторой степени очищенных экстрактов *Balanus balanoides*. Габбот и Ларман (Gabbott, Larman, 1971) нашли два активных компонента: один — вероятно, гликопротеиновый или мукополисахаридно-протеиновый комплекс; второй — белок, связанный с нуклеиновой кислотой. Исследования "стадного" оседания устриц дают результаты, похожие на таковые по морским желудям (Crisp, 1967; Bayne, 1969; Hidu, 1969; Beitch, Hidu, 1971; Keck, et al., 1971).

Межвидовые взаимоотношения в сообществах обрастателей сложнее, чем внутривидовые. Возможность влияния этих отношений на оседание личинок мало исследовалось до последнего времени.

Коул и Найт-Джонс (Cole, Knight-Jones, 1949) установили, что на субстрат, обильно покрытый обрастателями (нитчатыми морскими водорослями, асцидиями, пятнами мшанок, трубками кольчатых червей, гидроидами и мелкими ракушками), оседало большее количество устричных личинок (3099), чем на поверхность, с которой все обрастатели снимались ежедневно (833). При этом эффект "стадного" оседания устранялся



благодаря ежедневному стиранию поселившейся устричной молодежи.

Сообщество обрастателей может, по-видимому, привлекать или стимулировать оседание личинок устриц на субстрат, но оседание личинок других видов при этом может быть подавлено. Гудбоди (Goodbody, 1961) отмечает, что зрелое сообщество на погруженной площадке, в котором доминировали губки и актинии, препятствовало развитию поселений на соседних площадках.

Межвидовые реакции при оседании были исследованы в ряде лабораторных экспериментов, для большинства из которых использовались не самые обычные виды обрастателей. Бурдильон (Bourdillon, 1954) доказал, что планулы альционарии *Alcyonium coralloides* предпочитают оседать на горгонариях. Биркланд, Чия и Стратман (Birkland, Chia, Strathmann, 1971) установили, что брахиолярии обыкновенной морской звезды *Mediaster aequalis* поселяются на трубках полихеты *Phyllochaetopterus*. В ряде случаев поселение хищника зависит от близости добычи. Например, заднежаберные моллюски часто поселяются на мшанках, которыми питаются (Thompson, 1958).

Исследования межвидовых реакций при оседании организмов-обрастателей только начались. Степень зависимости характера распределения видов от реакции на местообитание, с одной стороны, и степень зависимости распределения от межвидовой конкуренции после оседания, с другой — пока еще не установлены.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее морские обрастатели исследовались, главным образом, эмпирически, в плане определения мер борьбы с ними (Вудс Хол, Океанографический институт, 1952). Однако решение некоторых проблем, связанных с морским обрастанием, требует более точных биологических данных по отдельным видам (например, по морфологии и физиологии рецепторов в момент прикрепления; по реакции оседания и поведению при поселении; по генетически закрепленной географической изменчивости, росту и выбору местообитания). Только на основе более глубокого понимания вопроса могут быть разработаны новые методы контроля над морскими обрастаниями.

# ЛИТЕРАТУРА

- Ayers, J. C. 1956. Population dynamics of the marine clam, *Mya arenaria*. *Limnol. Oceanogr.*, 1: 26-34.
- Barnes, H. 1956. Surface roughness and the settlement of *Balanus balanoides*(L). *Arch. Soc. Zool. bot. fenn. Vanamo*, 10: 2.
- Bayne, B. L. 1969. The gregarious behaviour of the larvae of *Ostrea edulis* at settlement. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 19: 327-356.
- Berger, E. M. 1973. Gene-enzyme variation in the sympatric species of *Littorina*. *Biol. Bull.*, 145: 83-90.
- Birkeland, C., Fu-shiang Chia, and Strathmann, R. R. 1971. Development, substratum selection, delay of metamorphosis and growth in the seastar, *Mediaster aequalis* Stimpson. *Biol. Bull.*, 141: 99-108.
- Bourdillon, A. 1954. Mise en evidence d'une substance favourisant la metamorphose des larves d'*Alcyonium corralloides* (Von Koch). *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, 239: 1434-1436.
- Bousfield, E.L. 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi estuary. *Bull. nat. Mus. Canada*, 137: 1-69.
- Boyer, J. F. 1974. Clinal and size dependent variation at the LAP locus of *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 147: 535-549.
- Bumpus, D. 1973. A description of the circulation on the continental shelf of the east coast of the United States. *Progr. Oceanogr.*, 6: 111-157.
- Cole, H. A. and Knight-Jones, E. W. 1949. The setting behavior of larvae of the European oyster *Ostrea edulis* L. and its influence on methods of cultivation and spat collection. *Fishery Invest. Long. Ser.* 11, 17: (3): 39 pp.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoreception in Marine Organisms*, pp. 77-85, ed. by P. T. Grant and A. N. Mackie. Academic Press.
- Crisp, D. J. 1967. Chemical factors inducing settlement in *Crassostrea virginica* Grelin. *J. Anim. Ecol.*, 36: 329-335.
- Crisp, D. J. and Barnes, H. 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular

- reference to surface contour. *J. Anim. Ecol.*, 23: 142-162.
- Crisp, D. J. and Meadows, P. S. 1962. The chemical basis of gregariousness in cirripedes. *Proc. R. Soc. B*, 156: 500-520.
- Doyle, R. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Amer. Nat.*, 109: 113-126.
- Gabbott, P. A. and Larman, V. N. 1971. Electrophoretic examination of partially purified extracts of *Balanus balanoides* containing a settlement inducing factor. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 143-153, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gooch, J. L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. *Marine Ecology - A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Vol. 2(1), pp. 349-409, ed. by O. Kinne. Springer-Verlag.
- Gooch, J. L. and Schopf, T. J. M. 1970. Population genetics of marine species of the phylum Ectoprocta. *Biol. Bull.*, 138: 138-156.
- Gooch, J. L., Smith, B. S., and Knapp, D. 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biol. Bull.*, 142: 36-48.
- Goodbody, J. 1961. Inhibition of the development of a marine sessile community. *Nature*, 190: 282-283.
- Hidu, J. 1969. Gregarious setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Chesapeake Sci.*, 10(2): 85-92.
- Keck, R., Maurer, D., Kauer, J. C., and Sheppard, W. A. 1971. Chemical stimulation affecting larval settlement in the American oyster. *Proc. nat. Shelf. Assoc.*, 1971: 24-28.
- Ketchum, B. H. 1954. Relation between circulation and planktonic populations in estuaries. *Ecology*, 35: 191-200.
- Kinne, O. 1962. Irreversible nongenetic adaptations. *Comp. Biochem. Physiol.*, 5: 265-282.
- Knight-Jones, E. W. 1951. Gregariousness and some other aspects of the setting behaviour of *Spirorbis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 30: 201-222.
- Knight-Jones, E. W. 1953a. Decreased discrimination



- during settling after prolonged planktonic life in larvae of *Spirorbis borealis* (Serpulidae). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 32: 337-345.
- Knight-Jones, E. W., Bailey, J. H. and Isaac, M. J. 1971. Choice of algae by larvae of *Spirorbis*, particularly of *Spirorbis spirorbis*. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 89-104, ed. by D. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- Knight-Jones, E. W. and Stevenson, J. P. 1950. Gregariousness during settlement in the barnacle *Elminius modestus* Darwin. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 29: 281-297.
- Knudsen, J. W. 1960. Reproduction, life history, and larval ecology of the California Xanthidae, the pebble crabs. *Pacific Sci.*, 14: 3-17.
- Koehn, R. K. and Mitton, J. B. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and evolutionary strategy at an enzyme locus. *Amer. Nat.*, 106: 47-56.
- Levinton, J. B. 1973. Genetic variation in a gradient of environmental variability: marine Bivalvia (Mollusca). *Science*, 180: 75-76.
- Makarov, R. R. 1969. Transport and distribution of Decapoda larvae in the plankton of the western Kamchatka Shelf. *Okeanologiya*, IX(2): 306-317. (*Oceanology*, 9(2): 251-261, Scripta Technica.)
- Mayr, E. 1963. [reprinted 1966]. *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Belknap Press, Harvard University Press.
- Meadows, P. S. 1969. Settlement, growth, and competition in sublittoral populations of barnacles. *Hydrobiologia*, 33: 65-92.
- Meadows, P. S. and Williams, G. B. 1963. Settlement of *Spirorbis borealis* larvae on surfaces bearing films of micro-organisms. *Nature*, 198: 610-611.
- Mileikovshy, S. A. 1966. Range of dispersion of the pelagic larvae of benthic invertebrates by currents and the migratory role of this dispersion taking Gastropoda and Lamellibranchia as examples. *Okeanologiya*, 6: 482-492.
- Milkman, R., Zeitler, R. and Boyer, J. F. 1972. Spatial and temporal genetic variation in *Mytilus edulus*: natural selection and larval dispersal. *Biol. Bull.*, 143: 470 only.

- Miller, M. A., Rapean, J. C. and Whedon, W. F. 1948. The role of slime films in the attachment of fouling organisms. *Biol. Bull.*, 94: 143-157.
- Müller, N. 1969. Auslösung der Metamorphose durch Bakterien bei der Larven von *Hydractinia echinata*. *Zool. Jb. Anat.*, 86: 84-95.
- Nichols, P. and Keney, P. M. 1963. Crab larvae (*Callinectes*) in plankton collections from cruises of M/V *Theodore N. Gill* South Atlantic coast of the United States 1953-54. *U.S. fish wildl. Serv. Spec. Sci. Rept. Fisheries* No. 448: 1-14.
- Pritchard, D. W. 1955. Estuarine circulation patterns. *Proc. Amer. Soc. Civil Eng.*, 81: 717-1 to 717-11.
- Rees, C. B. 1954. Continuous plankton records: distribution of lamellibranch larvae in the North Sea: 1950-1951. *Hull Bull. mar. Ecol.*, 4: 21-46.
- Robertson, R. 1964. Dispersal and wastage of larval *Philippia krebsii* (Gastropoda: Architectonicidae) in the North Atlantic. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 116: 1-27.
- Scheer, B. T. 1945. The development of marine fouling communities. *Biol. Bull.*, 89: 103-121.
- Scheltema, R. S. 1964. Origin and dispersal of invertebrate larvae in the North Atlantic. *Amer. Zool.*, 4(3): 299-300 (Abstract).
- Scheltema, R. S. 1966. Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. *Deep-Sea Res.*, 13: 83-95.
- Scheltema, R. S. 1967. The relationship of temperature to the larval development of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda). *Biol. Bull.*, 132: 253-265.
- Scheltema, R. S. 1968. Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoal-water tropical species. *Nature*, 217: 1159-1162.
- Scheltema, R. S. 1971a. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. *Fourth European Marine Biology Symposium*, pp. 7-28, ed. D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press.
- Scheltema, R. S. 1971b. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shoal-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284-322.

- Scheltema, R. S. 1971c. Dispersal of phytoplanktotrophic shipworm larvae (Bivalvia: Teredinidae) over long distances by ocean currents. *Mar. Biol.*, 11: 5-11.
- Scheltema, R. S. 1972. Eastward and westward dispersal across the tropical Atlantic Ocean of larvae belonging to the genus *Bursa* (Prosobranchia, Mesogastropoda, Bursidae). *Inter. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 57(6): 863-873.
- Scheltema, R. S. In press. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugoslavica*.
- Snyder, T. P. and Gooch, J. L. 1973. Genetic differentiation in *Littorina saxatilis* (Gastropoda). *Mar. Biol.*, 22: 177-182.
- Struhsaker, J. W. 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variations in *Littorina pincta* (Prosobranchia; Mesogastropoda). *Evolution*, 22: 459-480.
- Thompson, T. E. 1958. The natural history, embryology, larval biology and post larval development of *Adalaria proxima* (Alder and Hancock) (Gastropoda Opisthobranchia). *Phil. Trans. R. Soc., B*, 242: 1-58.
- Thorson, G. 1961. Length of pelagic life in marine invertebrates as related to larval transport by ocean currents. *Oceanography*, pp. 455-474, ed. by M. Sears. Pub. 67, American Assoc. Advan. Sci.
- Thorson, G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1: 167-208.
- Turner, R. D. 1966. *A Survey and Illustrated Catalogue of the Teredinidae*. *Mus. Comp. Zool.*, Cambridge: Harvard University Press.
- Veitch, F. P. and Hida, H. 1971. Gregarious setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. 1. Properties of a partially purified setting factor. *Chesapeake Sci.*, 12(3): 173-178.
- Wisely, B. 1958a. The settling and some experimental reactions of a bryozoan larva, *Watersipora cucullata* (Busk). *Aust. J. mar. freshwat. Res.*, 1(3): 362-371.
- Wood, E. J. F. 1950. Investigations on underwater fouling. 1. The role of bacteria in the early stages of fouling. *Aust. J. mar. freshwat. Res.*, 1: 85-91.
- Wood, L. and Hargis, W. J. 1971. Transport of bivalve larvae in a tidal estuary. *Fourth European Marine*



*Biology Symposium*, pp. 29-44, ed. by D. Crisp.  
Cambridge: Cambridge University Press.

Woods Hole Oceanographic Institution. 1952. Marine fouling  
and its prevention. U. S. Naval Inst., Annapolis,  
Maryland.

Zobell, C. E. and Allen, E. C. 1935. The significance of  
marine bacteria in the fouling of submerged surfaces.  
*J. Bact.*, 29(3): 239-251.

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ЭПИБИОЗОВ НА  
ВЕРХНИХ ОТДЕЛАХ ШЕЛЬФА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ  
ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ПОЛЯРНОГО БАССЕЙНА

A. N. Golikov and O. A. Scarlato  
Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR  
Leningrad, USSR

Для правильного понимания закономерностей распространения морских экосистем и количественного распределения составляющего их живого органического вещества необходимы четкие представления о происхождении, формировании и развитии соответствующих биоценозов. Наиболее древним, стабильным и продуктивным ярусом многих биоценозов оказывается, по-видимому, эпибиоз (эпифауна + макрофиты), определяющий их внешний облик и в существенной мере влияющий на состав и количественное развитие эндобิโอза (инфауны). Действительно, в состав эпибиозов входят почти все донные автотрофы и филогенетически наиболее древние представители большинства классов морских беспозвоночных (*Spongia*, большинство донных *Coelenterata*, *Bryozoa*, *Brachiopoda*, представители примитивных семейств - *Phylodocidae* и *Aphroditidae* из *Polychaeta*, *Crustacea*, все представители древнейших по происхождению подклассов *Cyclobranchia* и *Fissobranchia* из *Gastropoda*, большинство *Tunicata*).

Эпибентические организмы отличаются от животных, поселяющихся на слоевищах водорослей и листьях морских трав, а также от закапывающихся в грунт, наименьшей морфологической специализацией. Эпибиозам, как наиболее древним частям экосистем, свойственно в большом количестве случаев и максимальное видовое разнообразие. Так, например, в биоценозах залива Посьета (Скарлато, Голиков и др., 1967), померенное по Шеннону-Винеру видовое разнообразие ( $H = -\sum p_i \cdot \ln p_i$ , где  $p_i = N_i/n$ ) в среднем для эпифауны составляет 1.2, для инфауны - 1, а для животных фитофагов - 0.9. Максимальное видовое разнообразие эпифауны (1.86) наблюдается в этом заливе в диапазоне глубин 1-5 м на скалах и камнях.

На жестких грунтах в эпибиозах по способу питания их животных преобладают сестонофаги, а на мягких и смешанных - детритофаги и некрофаги.

В онтогенезе большинства представителей эпибиозов

AD-A039 888

OFFICE OF NAVAL RESEARCH ARLINGTON VA  
ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES U.S.--U.S.S.R. COOPERATIVE PROGR--ETC(U)  
APR 77 J D COSTLOW

F/G 8/1

UNCLASSIFIED

NL

4 of 5

ADA039 888





имеется планктонная стадия развития. Наличие планктонной стадии в развитии особенно характерно для эпибиозов, обитающих в теплых и умеренных водах. Эта стадия онтогенеза существенно влияет на пространственное распространение и численность видовых популяций и, очевидно, должна рассматриваться как важная часть соответствующих экосистем. При этом в их состав входят лишь оседающие личинки и находящиеся в данное время в толще воды непосредственно над соответствующим эпибиозом. Значительная часть планктонных личинок организмов, относящихся к макробентосу, распространяется за пределы мест обитания на грунте локальных популяций последних и как временный компонент входит в состав экосистем, образуемых другими видами. В неблагоприятных для них условиях планктонные личинки донных организмов задерживают свое развитие, а в случае оседания на грунт - погибают.

Ярким примером оседания и развития планктонных личинок донных организмов в неблагоприятных условиях может служить неоднократно наблюдавшееся нами образование массовых поселений молодых мидий (*Mytilus edulis*) и устриц (*Crassostrea gigas*) в пределах литоральной зоны на участках, подвергавшихся воздействию подвижного льда, или сильного промерзания зимой, или на участках с периодически сильным опреснением. Осевшие в конце лета на литорали мидии осенью подрастают и нередко становятся руководящими формами в биоценозах. Зимой, под воздействием подвижного льда или чрезмерно низких температур во время отлива, поселения мидий в большинстве случаев не достигших половозрелости, почти полностью уничтожаются, а руководящая роль в биоценозах переходит к хорошо адаптированным к жизни на литорали представителям родов *Fucus*, *Littorina*, *Balanus* или *Chthamalus*. Такая же картина в Японском море на литорали и на периодически сильно опресняющихся мелководьях наблюдается и в отношении *Crassostrea gigas*.

Как широко известно (Thorson, 1936, 1950; Mileikovsky, 1971; и др.), в холодных водах многие виды эпибиозов имеют прямое развитие, оказывающееся генотипическим приспособлением к обитанию в суровых условиях с низким содержанием (большую часть года) пищевого вещества в толще воды. Естественно, что виды с таким способом размножения имеют меньшие возможности к быстрому и широкому распространению чем виды с планктонной стадией развития в онтогенезе. Например, ряд тихоокеанских бореальных видов двустворчатых моллюсков, имеющих планктонную личинку, распространяются на север до мыса Дежнева и моря Бофорта, а судя по распространению брюхоногих моллюсков рода *Neptunea* (Голиков, 1963), для которых характерно прямое развитие молодежи из донных яйцевых капсул, северная граница тихоокеанской бореальной области проходит в Беринговом море к югу от Анадырского залива и залива Нортон-Саунд. Характерно, что хорошо подвижные организмы (например, бокоплавы - Гурьянова, 1951, Цветкова, 1975; или рыбы -

Андрияшев, 1939), вне зависимости от способа их размножения, имеют несколько более широкое распространение чем малоподвижные организмы, лишенные пелагической стадии развития. Это лишний раз подчеркивает важность планктонной личинки для предельно широкого (в допустимых генотипом условиях) распространения организмов.

На примере эпибиозов верхних отделов шельфа северо-западной части Тихого океана и Полярного бассейна можно рассмотреть в эволюционном и историко-географическом аспекте формирования флоро-фаунистических комплексов и пути их дальнейшего распространения. Очевидно, что элементарными единицами организации флоро-фаунистических комплексов и составляемых ими экосистем оказываются локальные видовые популяции.

Процесс видообразования, протекавший на основе эколого-физиологических адаптаций, переходящих с организменного на клеточный и молекулярный уровни организации и от модификационных сдвигов к генотипическим перестройкам (Golikov, 1973), должен был предшествовать распространению локальных популяций в измененных условиях. Анализ истории формирования фаун отдельных групп морских бентосных животных (Голиков, 1963; Кафанов, 1974; Скарлато, Кафанов, 1975; Цветкова, 1975) свидетельствует о том, что процесс видообразования индуцировался крупномасштабными изменениями климата и образованием соответствующих водных масс. Жесткая зависимость видообразования от направления и величины изменений физико-химических факторов, определяющих свойства и пределы распространения вновь созданных генотипов, позволяет, на основе анализа видовых ареалов и экологической и гео-морфологической обстановки в последние геологические эпохи, проводить пространственно-временную реконструкцию видовой эволюции организмов, даже при отсутствии их ископаемых остатков (Golikov, Tzvetkova, 1972).

Связанные с видообразованием изменения структуры и ферментативной активности белков адекватны условиям, вызвавшим видообразование, и должны были происходить параллельно и в одном направлении у всех видов, обитавших в данном месте и подвергшихся влиянию одних и тех же индуцировавших видообразование факторов. При этом, у видов различной систематической принадлежности сходным образом в первую очередь изменялись требования к условиям, необходимым для размножения. Соответственно, образовавшиеся виды растений и животных (в том числе относящиеся к разным крупным таксонам), объединенные временем и местом происхождения, получили сопоставимые возможности к расселению. В результате, современные виды из разных филогенетических подразделений образовали объективные биогеографические группы. Ареалы этих групп видов хорошо очерчивают границы современных биогеографических регионов и часто совпадают с положением определенных водных масс. Формирование и дальнейшее расселение морских видов теснейшим образом было связано с положением уровня мирового океана



(Линдберг, 1948, 1955, 1974), крупные геогидрократические колебания которого обычно совпадали во времени с крупномасштабными изменениями климата и термического режима вод. Есть основания полагать, что стенобионтные виды с узким диапазоном толерантности формировались и расселялись (параллельно у филогенетически различных групп видов) в периоды регрессий океана, а эврибионтные виды, отличающиеся значительной толерантностью — в периоды трансгрессий, когда морские мелководья с изменчивым гидрологическим режимом занимали огромные пространства современной суши (Голиков, 1974). Анализ истории формирования фаун различных систематических групп организмов свидетельствует о том, что наиболее мощные всплески видообразования происходили в периоды существенного похолодания климата. Интересно отметить, что в холодных и умеренных водах, образовавшихся при снижении температуры в кайнозой, наибольшего количественного развития достигли те крупные филогенетические группы организмов, которые произошли в периоды планетарных похолоданий климата в предшествующие геологические эпохи (Голиков, 1975). Например, позднекаменноугольный — пермский катастрофический температурный минимум (около 250 миллионов лет назад) привел к образованию первых представителей ряда систематических групп крупного таксономического ранга (*Peracarida isopoda*, *Amphipoda* и др., ряд групп *Bryozoa*, *Mollusca*, и др.), потомки которых в кайнозой достигли большого количественного развития, параллельно в холодных и умеренных водах обоих полушарий. В экосистемах тропических и субтропических вод представители этих же групп, если они имеются, образуют весьма низкие биомассы. Это явление может быть обусловлено образованием у видов, возникших при низких температурах и лежащих в основе определенных филогенетических линий развития, специфичных ферментов, которые достигли наибольшей активности у их потомков в холодных водах. Тогда как при относительно высокой температуре эти ферменты подвергаются супрессии.

Можно думать, что виды эпибиозов, подвергавшиеся в первую очередь непосредственному воздействию изменяющихся факторов среды, перестраивались несколько быстрее чем виды инфауны, в какой то мере защищенные на поздних стадиях онтогенеза микроусловиями грунта.

Формирование эпибиозов происходило вслед за образованием адекватных среде биогеографических групп, путем коадаптации и интеграции локальных популяций видов со сходными требованиями к условиям окружающей среды.

Образование эпибиоза на свободном от живых организмов участке грунта, как правило, начинается с поселений мелких организмов (бактериальная пленка, затем проростки водорослей, губок или гидроидов). Как правило, при наличии первичных биологических обрастаний, на биотоп, в зависимости от окружающей физико-химической и биотической обстановки, оседают чаще всего личинки *Cirripedia*, *Bivalvia* или



*Polychaeta* из семейства *Serpulidae* или *Sabellidae*. В большинстве случаев доминирующее положение в эпибиозах при переходе их после непродолжительной сукцессии к климаксовому состоянию, занимают популяции видов, отличающихся достаточно крупными размерами и весом особей и создающих биологический фон всему биотопу.

Фонообразующие виды, при оптимальных для своих генофондов условиях, достигают наибольшей энергетической мощности и создают основу соответствующих экосистем. Например, в пределах Японского моря фонообразующий двустворчатый моллюск *Crenomytilus grayanus* достигает наибольшей плотности поселений и биомассы (до 40 кг/м<sup>2</sup>) в заливе Петра Великого на глубинах от 2 до 12 (иногда до 20) метров, часто на этих глубинах образует сплошные сростки друз и оказывается руководящей формой эпибиозов не только на скалистых, но нередко и на заиленных галечных грунтах. Напротив того, в Татарском проливе, где температура воды летом в среднем ниже оптимальной для этого вида, *C. grayanus* встречается единично и уступает руководящую роль в экосистемах иным организмам. Другой фонообразующий более тепловодный вид — *Crassostrea gigas* у западных берегов Японского моря образует экосистемы только в защищенных, хорошо прогреваемых летом бухтах и полностью отсутствует у открытых берегов. Расселение *C. gigas* в северном направлении в удаленные друг от друга защищенные заливы могло осуществляться в периоды потепления климата в предшествовавшее геологическое время (Golikov, Scarlato, 1967; и др.). Ввиду того, что фонообразующие виды могут встречать условия, благоприятные для своего достаточного развития, в удаленных друг от друга участках водоемов, в распределении экосистем нередко наблюдается интразональность, отражающаяся и на биогеографическом районировании акваторий (Golikov, Scarlato, 1968; и др.). В тех эпибиозах, где доминирующая роль принадлежит фонообразующим видам, общее число видов, плотность поселений и биомасса существенно выше чем в биоценозах, где доминирующее положение занимают виды, не создающие дополнительно убежища и пищи другим организмам (рис. 1, 2).

Рассмотрим кратко историю формирования биогеографических флоро-фаунистических комплексов в холодных и умеренных водах северного полушария и пути становления на их основе современных эпибиозов. На рис. 3 показаны предполагаемые центры происхождения различных флоро-фаунистических комплексов и древние и современные пути расселения составляющих их видов. При восстановлении путей формирования этих комплексов, авторы применили экологический принцип эволюционных построений на основе знания экологии и распространения современных биогеографических групп животных (Golikov, Tzvetkova, 1972).

Накопленные к настоящему времени данные по палеофлорам и палеофаунам позволяют достаточно четко представить картину

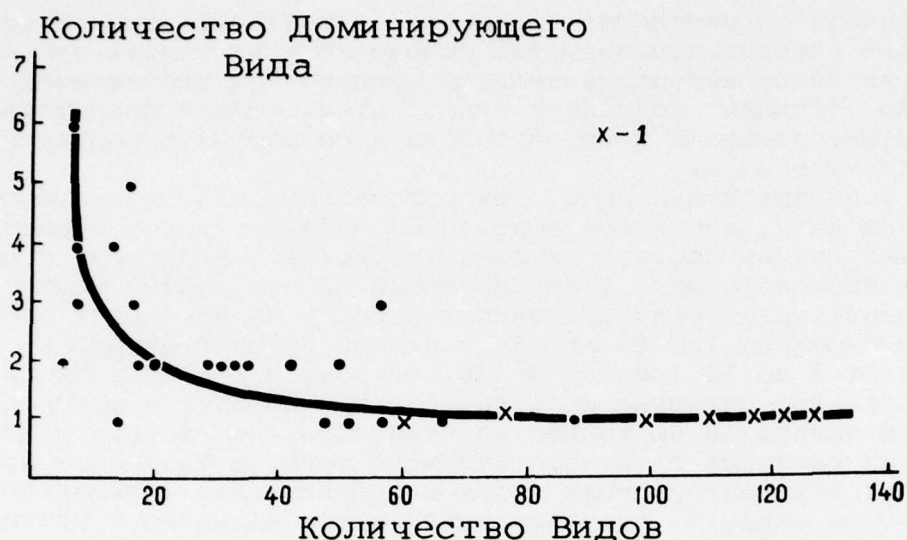


Рис. 1. Зависимость общего количества видов в биоценозах от числа доминирующих видов и от наличия или отсутствия фонообразующих форм (1) в заливе Посьета (Японское море). На оси ординат - число доминирующих видов в биоценозе, На оси абсцисс - общее число видов в биоценозе.

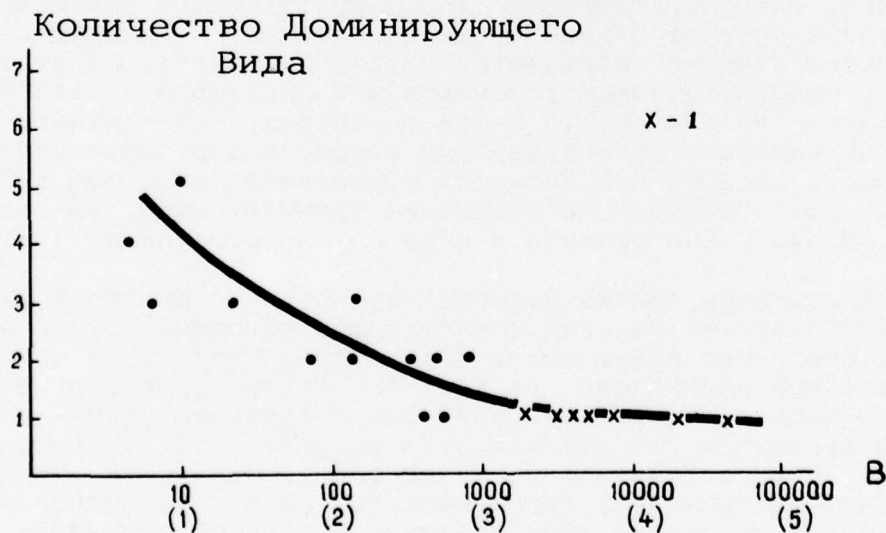


Рис. 2. Зависимость общей биомассы биоценозов от числа доминирующих видов и наличия или отсутствия фонообразующих форм (1). На оси ординат - число доминирующих видов в биоценозе. На оси абсцисс - биомасса (B) биоценоза в гр на  $1 \text{ м}^2$  в логарифмическом масштабе.

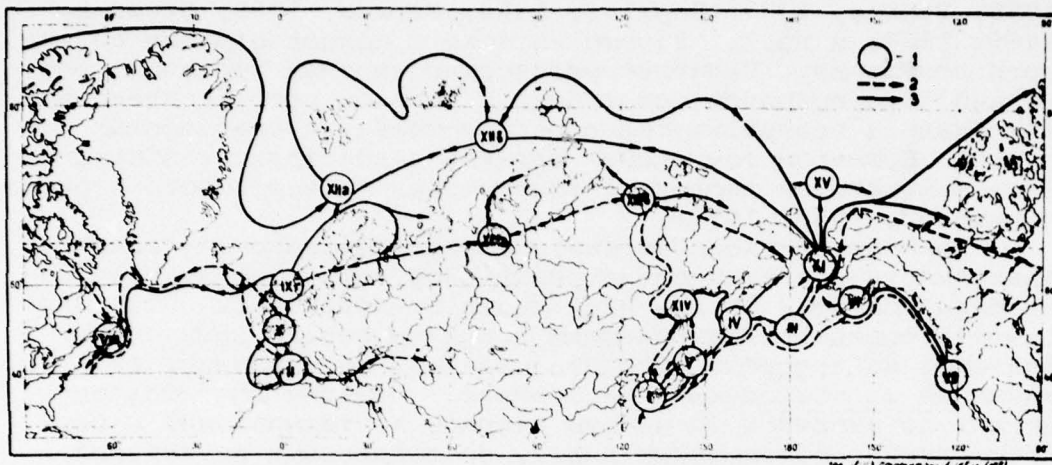


Рис. 3. Центры происхождения (1), древние (2) и современные (3) пути расселения различных флоро-фаунистических биогеографических комплексов видов в умеренных и холодных водах северного полушария в связи с геогидрократическими колебаниями уровня океана в различные геологические эпохи. I - Тихоокеанские приазиатские субтропические виды (ранний миоцен, регрессия). II - Средиземноморско-лузитанские субтропические виды (ранний миоцен, регрессия). III - Тихоокеанские широко распространенные бореальные виды (средний миоцен, начало трансгрессии). IV - Тихоокеанские приазиатские широко распространенные бореальные виды (поздний миоцен, начало регрессии) и тихоокеанские высокобореальные виды (средний плиоцен, начало трансгрессии). V - Тихоокеанские приазиатские низкобореальные виды (ранний плиоцен, регрессия). VI - Тихоокеанские приамериканские широко распространенные бореальные виды (поздний миоцен, начало регрессии). VII - Тихоокеанские приамериканские низкобореальные виды (ранний плиоцен, регрессия). VIII - Атлантические широко распространенные бореальные виды (средний плиоцен, трансгрессия) и атлантические высокобореальные виды (поздний плиоцен, трансгрессия). IX - Атлантические приевропейские широко распространенные бореальные виды (средний плиоцен, трансгрессия) и атлантические приевропейские высокобореальные виды (плейстоцен, предпоследняя трансгрессия). X - Атлантические приевропейские низкобореальные виды (поздний плиоцен, трансгрессия). XI - Тихоокеанские по происхождению бореально-арктические виды (поздний плиоцен, трансгрессия). XII а, в - Арктические широко распространенные виды и западноарктические виды (ранний плейстоцен, регрессия). XIII а, в - Эстуарно-арктические виды (плейстоцен, трансгрессия). XIV - Гляциально-охотоморские виды (плейстоцен, конец регрессии). XV - Восточноарктические виды (плейстоцен, регрессия).



изменения климата северного полушария на протяжении последних геологических эпох (Криштофович, 1932, 1955; Шварцбах, 1955; Геккер, 1957; Hopkins, 1959; Марков, 1960; Сеницын, 1965, 1966; и др.). Хорошо изучена и палеогеография северного полушария. Палеогеографическая картина недавнего геологического прошлого может быть с успехом восстановлена путем анализа географического распространения современных видов. Примером тому может служить реконструкция биогеографическим методом геологической истории четвертичного периода (Линдберг, 1955, 1972).

Применение экологического метода основано на теснейшей зависимости развития современных флор и фаун от истории изменения климата той или иной части Земного шара. Эта зависимость определяется решающим влиянием физико-химических факторов на процессы видообразования и формирования фаун, а также на их последующее расселение. Поэтому сопоставление данных по экологии (в первую очередь по термотолерантности) и распространению современных видов, со сведениями по истории развития климата и палеогеографии, позволяет представить экологическую обстановку, в которой обитали эти виды в прошлом, и наметить пути их возможного расселения. Этот анализ позволяет также получить представление о вероятном времени и месте возникновения рассматриваемых видов.

Наиболее древними компонентами современных экосистем в умеренных водах Тихого океана оказываются субтропические и субтропическо-низкобореальные по характеру ареалов виды, произошедшие в начале миоцена (около 25 миллионов лет назад) в районе современного положения южных Японских островов (I). Низкое стояние уровня океана в этот период и отсутствие резких климатических, а, следовательно и гидрологических границ между водами, омывавшими берега Азии на широтах от Японии до Берингской суши, могло способствовать широкому расселению этих видов. В дальнейшем, с похолоданием климата, эти виды исчезли из акваторий с неподходящим температурным режимом, но остались до настоящего времени в эпибиозах защищенных, хорошо прогреваемых летом бухт Японского моря, южной части Охотского моря, северной Японии и Южных Курильских островов. В некоторых эпибиозах эти виды играют лидирующую роль. Примерами таких видов могут служить литоральная *Littorina brevicula* и обитатели прибрежных мелководий - виды рода *Sargassum*, *Crassostrea gigas*, и др.

В это же время или немного позднее, в акваториях, сохранившихся от моря Тетис, происходило формирование атлантических субтропических видов (II), часть которых в дальнейшем распространилась в низкобореальные воды и вошла в состав мелководных экосистем у берегов Франции, Англии и Германии.

Понижение температуры воды во второй половине миоцена (15-12 миллионов лет назад) привело к образованию тихоокеанской бореальной водной массы и соответствующих ей тихоокеанских широко распространенных бореальных видов, значительная

часть которых в настоящее время играет руководящую роль в эпибиозах шельфа и батиалях как у азиатских, так и у американских берегов Тихого океана, или входит в состав экосистем с доминантными видами иного происхождения. Образование этих видов могло произойти в районе южной части Берингова моря (III), а широкому распространению способствовало отсутствие в середине миоцена достаточно резких гидрологических различий в Тихом океане примерно до 38-39° северной широты на юге. Позднее, когда различия в физико-химическом режиме между высокобореальными и низкобореальными водами Тихого океана стали резкими, эти виды в южных частях своих ареалов изменили сроки размножения или сохранились на значительных глубинах. В прибрежных водах примерами доминирующих в эпибиозах и образующих ассоциации видов из этой биогеографической группы могут служить *Fucus evanescens*, *Chthamalus dalli*, *Mytilus edulis*, *Littorina kurila*, *Metridium senile fimbriatum* и др. Интересно отметить, что в Японском море тихоокеанские широко распространенные бореальные виды образуют прерывистые ассоциации только у открытых берегов в относительно прохладных водах, а далее к северу более обычны как руководящие формы эпибиозов в защищенных участках.

Усиление различий в гидрологическом режиме между приазиатскими и приамериканскими водами и образование больших глубин в юго-западной части Берингова моря привело к дифференциации приазиатских и приамериканских бореальных видов, образовавшихся у берегов Камчатки (IV) и у берегов Аляски (VI) соответственно. Некоторые из этих видов оказываются в настоящее время руководящими формами ряда мелководных эпибиозов (*Gloiopeletis capillaris*, *Zostera asiatica*, *Collisella digitalis* и др.), тогда как иные — обычные второстепенные компоненты экосистем с доминантными видами иного генезиса.

В позднем миоцене (около 10 миллионов лет назад), как следствие продолжающегося снижения температуры, образовались четкие гидрологические границы между высокобореальными и низкобореальными водами Тихого океана. Это привело в самом конце миоцена или в начале плиоцена к образованию в районе юго-восточного побережья Камчатки тихоокеанских высокобореальных видов (IV) и в районе современного положения Южного Сахалина и Хоккайдо — приазиатских низкобореальных видов (V). Примерно в это же время к северу от Калифорнии произошли приамериканские низкобореальные виды (VII). Из-за генотипической обусловленной неодинаковой чувствительности к температуре, высокобореальные и низкобореальные виды не смогли расселиться за пределы соответствующих подобластей. В эпибиозах мелководий в приазиатских низкобореальных водах наиболее обычно доминирование таких фонообразующих видов как *Laminaria japonica*, *L. cichorioides*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus difficilis* и др., а в высокобореальных водах — *Alaria fistulosa*, *Pododesmus macrochisma*, *Chlamis beringianus*, *Balanus cariosus* и др.



Мощная океаническая трансгрессия, произошедшая во второй половине плиоцена, привела к миграции ряда эврибионтных представителей тихоокеанской бореальной флоры и фауны через залитый морем север Канады в северную часть Атлантического океана. В это время в северной Атлантике установились бореальные гидрологические условия и произошло формирование самобытного атлантического бореального населения. Большую часть этого населения составили преформировавшиеся в особые виды (реже подвиды) у берегов Америки (VIII) или Европы (IX, X) тихоокеанские иммигранты. Некоторая часть видов у берегов Европы образовалась из местных элементов тетисного и паратетисного генезиса (виды родов *Gammarus*, *Tritia* и др.). Образовавшиеся в Северной Атлантике представители родов *Fucus*, *Laminaria*, *Littorina* и др. доминируют в эпибиозах на мелководьях во многих участках Атлантической бореальной области.

Существенное прогрессирующее похолодание в конце плиоцена (2.5–3 миллиона лет назад), приведшее к началу образования ледников на Гренландии, Исландии и островах Берингова моря (Einarsson, Hopkins, Doell, 1967; и др.) и к значительному снижению температуры воды, должно было положить конец миграциям относительно тепловодной бореальной фауны из Тихого океана в Атлантический через Северный Ледовитый океан. Продолжающееся понижение температуры привело на грани плиоцена и плейстоцена к образованию бореально-арктических видов в северной части Берингова моря – тихоокеанских по происхождению (XI) и в Баренцовом море – атлантических по происхождению (XII). Эти виды имели возможность широко расселиться по всему Северному Ледовитому океану и в относительно холодных элиторальных водах вошли в состав бореальных эпибиозов Тихого, и в меньшей степени Атлантического океанов. Некоторые представители родов *Eunephthya*, *Musculus*, *Neptunea*, *Vaccinium* и др. доминируют в ряде эпибиозов в арктических и высокобореальных водах.

Регрессия океана, начавшаяся в начале плейстоцена (1.8–1 миллион лет назад) резко сократила или даже прекратила поступление к берегам северной Европы Североатлантического теплого течения. Это могло оказаться одной из важнейших причин возникновения в плейстоцене мощного оледенения в высоких приатлантических широтах. Преградой для распространения Гольфстрима мог оказаться приподнявшийся гипотетический хребет Туле, предположительно соединявший Америку, Гренландию, Исландию и Европу на уровне северной Англии и западной Норвегии. Однако неоднократно возникавшая сухопутная связь между Европой и Америкой могла иметь место лишь при более мощных регрессиях океана в неогене, чем предполагали многие авторы. По геологическим данным, в раннем плейстоцене имело место образование больших глубин в ряде районов Мирового океана (в том числе, вероятно, и глубин Полярного бассейна), способных собрать в себя огромные массы воды. Эти данные,



а также палеонтологические материалы (Сакс, 1953; Котенев, 1970; и др.), позволяют предполагать, что в это время уровень океана снижался более чем на 500 м ниже современного. Развития оледенения в Северном Ледовитом океане и образование высокоарктической водной массы с отрицательными в течение всего года температурами привело к возникновению в этом бассейне (на основе выживших бореально-арктических видов) арктических видов - эндемиков Полярного бассейна. Данные биогеографии и палеонтологии (Сакс, 1948; Гурьянова, 1957, 1970; Толмачев, Юрцев, 1970; Голиков и др., 1974; и др.) свидетельствуют о том, что во время раннеплейстоценовой регрессии Северный Ледовитый океан в районе Новосибирских островов разделялся приподнятым над водой хребтом Ломоносова. Соответственно, одна часть арктических видов произошла в западном секторе Полярного бассейна (XII), а другая часть - в восточном (XV). В большинстве эпибиозов Северного Ледовитого океана арктические виды не образуют высоких биомасс и уступают ведущее место бореально-арктическим видам. Однако, в некоторых эпибиозах в высокоарктических водах такие виды как *Laminaria longicruris*, *Anonyx sarsi*, *Strongylocentrotus golikovi*, *Buccinum hydrophanum*, *Oenopota gigantea* и др. занимают доминирующее положение.

В конце рассматриваемой регрессии океана в образовавшейся к тому времени котловине западной части Охотского моря могли произойти холодноводные гляциально-охотоморские виды (XIV). Эти виды в дальнейшем не получили широкого распространения и, несмотря на значительное разнообразие, в большинстве эпибиозов Охотского моря занимают подчиненное положение.

Во время последовавшей за раннеплейстоценовой регрессией предпоследней трансгрессии, воды которой заливали низины Европы, Сибири и Америки, в зоне смешения высокоарктических морских и более теплых речных вод, образовалась эстуарно-арктическая водная масса, обусловившая возникновение соответствующего фаунистического комплекса (Голиков и др., 1974). В связи со значительной эврибионтностью эстуарно-арктических видов и наличием широких миграционных путей между эстуарными системами водоемов Евразии во время предпоследней трансгрессии (Линдберг, 1970), имевшей место около 100 тысяч лет назад, многие из этих видов имеют интразональное распространение. В эстуарно-арктических экосистемах в эпибиозах доминируют виды рода *Mesidothea* а в инфауне - двустворчатые моллюски из рода *Portlandia*.

Последующие, менее значительные изменения климата и уровня океана и постепенное установление современных условий, привели к наблюдающемуся в настоящее время соотношению биомасс и биоэнергетических возможностей видов разного происхождения в эпибиозах.

Интересно, что в северном полушарии наблюдается общая тенденция развития и расселения органического мира в

направлении с юго-запада на северо-восток. Эта закономерность, по-видимому, определяется направлением движения Земли и соотнесена с геоморфологическими изменениями и направлением морских течений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А. П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод, 1-185. Л., Лен. гос. унив.
- Голиков А. Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten. Фауна СССР, нов. сер., 85, Моллюски, 5,1: 1-217, рис. 1-98, табл. 1-28. М.-Л., АН СССР.
- Голиков А. Н. 1974. Происхождение и развитие экосистем шельфа в умеренных и холодных водах северного полушария и некоторые принципы биогеографического районирования, 20-22. Л., "Наука".
- Голиков А. Н. 1975. О параллелизме и конвергенции в развитии морских экосистем, 30-31. Владивосток.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Шереметевский А. М., Люлеев В. И., Новиков О. К. 1974. Некоторые закономерности распределения жизни на Новосибирском мелководье и в сопредельных акваториях.--Отчетная науч. сессия Зоол. инст. АН СССР по итогам работ 1973 г., 12-13. Л., "Наука".
- Гурьянова Е. Ф. 1951. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda - Gammaridea). Опред. по фауне СССР, 41: 1-1029, рис. 1-705. Зоол. Ин-том АН СССР.
- Гурьянова Е. Ф. 1957. К зоогеографии Арктического бассейна. Материалы наблюдений научно-исследовательской дрейфующей станции "Северный полюс 3" и "Северный полюс 4", 1954-1955, 243-262. Л.
- Гурьянова Е. Ф. 1970. Особенности фауны Северного Ледовитого океана и их значение для понимания истории ее формирования. Сб. "Сев. Ледовитый океан и его побережье в кайнозое", 126-161. Л.
- Кафанов А. И. 1974. Зоогеографические особенности и пути формирования фауны Cardiidae (Mollusca, Bivalvia) холодных и умеренных вод северного полушария, 23-24. Л., "Наука".
- Котенев Р. Н. 1970. Рельеф, донные отложения и некоторые особенности геологического строения материкового склона восточных районов Берингова моря.--Тр. ВНИРО, 70: 43-69.



- Линдберг Г. У. 1948. О причине сохранности микрорельефа суши на дне моря.--Изв. АН СССР. сер. биол., 5: 349-359.
- Линдберг Г. У. 1955. Четвертичный период в свете биогеографических данных, 1-334. Л., АН СССР.
- Линдберг Г. У. 1970. Крупные колебания уровня океана в четвертичное время и их влияние на бассейн Северного Ледовитого океана и его органический мир. Сб. "Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое", 101-112. Л., "Гидрометиздат".
- Линдберг Г. У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период, 1-547. Л., "Наука".
- Сакс В. Н. 1948. Загадка подводных долин.--Природа, 9: 32-40.
- Сакс В. Н. 1953. Четвертичный период в Советской Арктике.--Тр. науч. исслед. инст. геол. Арктики, 77: 1-627.
- Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В., Цветкова Н. Л., Грузов Е. Н., Несис К. Н. 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море).--Исслед. фауны морей, 5(13): 5-61.
- Скарлато О. А., Кафанов А. И. 1975. Основные особенности формирования современных морских малакофаун шельфа холодных и умеренных вод северного полушария на примере двустворчатых моллюсков, 161-162. Владивосток.
- Толмачев А. И., Юрцев Б. А. 1970. История арктической флоры и ее связь с историей Полярного бассейна. Сб. "Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое", 87-100. Л.
- Цветкова Н. Л. 1975. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод, 1-256. Л., "Наука".
- Einarsson T. D., Hopkins D. M., Doell S. E. 1967. The stratigraphy of Tjornes, Northern Iceland and the history of the Bering land bridge.--The Bering Land Bridge. Stanford Univ. Press.
- Golikov A. N. 1973. Species and speciation in poikilothermal animals.--Mar. Biol., 21,4: 257-268.

- Golikov A. N., Scarlato O. A. 1967. Ecology of bottom biocenoses in the Possjet Bay (the Sea of Japan) and the peculiarities of their distribution in connection with physical and chemical conditions of the habitat. Helgoländer wiss. Meeresunters., 15: 193-201.
- Golikov A. N., Scarlato O. A. 1968. Vertical and horizontal distribution of biocenoses in the upper zones of the Japan and Okhotsk seas and their dependence on the hydrological system.--Sarsia, 34: 109-116.
- Golikov A. N., Tzvetkova N. L. 1972. The ecological principle of evolutionary reconstruction as illustrated by marine animals.--Mar. Biol., 14: 1-9.
- Mileikovsky S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a reevaluation.--Mar. Biol., 10,3: 193-213.
- Thorson G. 1936. The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom invertebrates, compared with those of other seas. Medd. Grønland, 100: 1-155.
- Thorson G. 1950. Reproduction and larval ecology of marine invertebrates.--Biol. Rev., 25: 1-45.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И СОСТАВА  
ЛИЧИНОК КРАБОВ ВДОЛЬ ПОБЕРЕЖЬЯ ОРЕГОНА

R. Gregory Lough  
National Marine Fisheries Service  
Northeast Fisheries Center  
Woods Hole, Massachusetts 02543

В течение двух лет на поперечном разрезе через материковый шельф среднего Орегона (44°39'с.ш.) раз в два месяца проводился сбор планктонных проб для определения видового состава личинок крабов, а также их распределения вблизи берега и вдали от него в зависимости от сезонных изменений океанографических условий. Осенью и зимой поверхностные течения вдоль оregonского побережья обычно направлены на север к берегу. Однако весной и летом поверхностные течения направлены на юг от берега. Заметные различия в океанических режимах связаны с изменениями направления течений.

Распределение личинок крабов у оregonского побережья в целом соответствует известному распределению взрослых особей и, в меньшей степени, сезонным изменениям океанических течений. Всего был обнаружен 41 вид; большинство личинок этих видов появляется в планктоне с февраля по июль в 18-ти километровой прибрежной зоне. Наибольшая численность этих личинок отмечена в мае-июне. Самыми массовыми были личинки крабов, обитающих в литоральной и сублиторальной зонах: *Pachycheles pubescens*, *Fabia subquadrata*, *Pinnixa littoralis*, *Cancer oregonensis*, *Pugettia* spp., *Pagurus granosimanus* и *Pagurus ochotensis*. Численность личинок достигала в 2-5 километрах от берега - 1000 экз/м<sup>3</sup>.

Перенос личинок к берегу и в направлении открытого моря связан с интенсивностью прибрежного подъема (апвеллинга) и опускания вод. Однако этот перенос, в основном, ограничен 18-ти километровой прибрежной зоной (полосой). Различный образ жизни личинок в течении их развития сильно влияет на их положение в водяном столбе и на их последующее перемещение прибрежными течениями. Личинки крабов, находящихся на наиболее ранних стадиях развития, обитают у поверхности, тогда как более поздние стадии обитают глубже, ближе к дну. Те немногие прибрежные виды (*Cancer oregonensis*, *Cancer magister*, *Pugettia* spp., *Lophoraneus bellus*, *Emerita analoga*) чьи личинки постоянно



находятся вне 18-ти километровой зоны в открытом море, характеризуются следующими особенностями: 1) концендация личинок относительно высока поздней весной и летом; 2) продолжительность пелагической жизни сравнительно велика и 3) у личинок этих видов выявляется сильная реакция положительного фототаксиса на стадии ранней мегалопы и в связи с этим личинки появляются в поверхностных водах. Такое "аномальное" поведение, по-видимому, - адаптивное приспособление, которое позволяет ранним мегалопным стадиям этих видов до осадения на грунт сконцентрироваться у побережья под влиянием поверхностных течений, направленных к берегу. В 5-6-ти километровой прибрежной зоне наличие направленной к берегу сильной составляющей поверхностных течений сочетается с менее значимым (удерживающим) влиянием со стороны прибрежных приливных колебаний, которые рассматривались ранее в качестве главного механизма, удерживающего личинок в районе прибрежных поселений, независимо от сезона.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИНАМИКИ ГЛУБОКОВОДНЫХ  
ОКЕАНОЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ:  
ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ПОТОК И КОЛЕБАНИЯ ВЕЛИЧИНЫ МАССЫ

Gilbert T. Rowe  
Woods Hole Oceanographic Institute  
Woods Hole, Massachusetts 02543

Отделы биологии и химии в Вудс Холе (ОИВХ) принимают участие в совместных межотраслевых исследованиях энергетических путей прохождения органического вещества через пограничный слой бентали глубоководных участков открытого моря у восточного побережья США. Исследования проводились, в основном, на двух постоянных станциях (глубина 1800 и 3600 м) с борта глубоководного автономного аппарата "Алвин". Это позволило проводить прямые наблюдения под водой, а также осуществлять сбор проб с помощью заборных манипуляторов.

Благодаря обширным исследованиям, проводившимся в прошлом столетии с надводных судов в открытом море, мы располагаем в настоящее время данными о биомассе и структуре сообществ животных, обитающих на поверхности дна. Однако о функциональном значении самой биоты в трансформации энергии и процессах минерализации известно мало. Прямое наблюдение с борта "Алвина" и наличие манипуляторов позволяют экологам из ОИВХ осуществлять контроль над проводимыми *in situ* долгосрочными опытами, которые могут пролить свет на вопрос о путях и скорости превращения органического вещества в энергию или биомассу. Эта программа включает в себя: изучение скорости осадкообразования при помощи больших ловушек, потребности в кислороде *in situ*, динамику биогенов в осадках с применением специальных сосудов (в виде колокола), служащих инкубационными камерами. Кроме того, исследовались *in situ* дыхание и экскреция отдельных животных, пойманных ловушками или всасывающими орудиями лова, угнетение бактериальной жизни, заселение безжизненных поверхностей донных осадков и последующие сукцессии на них, процессы роста с применением изотопных методов, а также питание отдельных животных с использованием различных приманок и фотографирования через определенные промежутки времени. Цель этих исследований - прогнозировать влияние изменения скорости и формы ввода органического вещества глубоководные слои на структуру донных биоценозов и потенциальные возможности минерализации.

СООБЩЕСТВА-ОБРАСТАТЕЛЕЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ  
РАЗНООБРАЗИЕ МОРСКОЙ СРЕДЫ

Bruno Battaglia  
Istituto di Biologia Animale  
Universita degli Studi di Padova  
35100 Padova, Italy

Сообщества-обрастателей имеют общее свойство с другими ассоциациями морской среды. Они подвергаются качественным и количественным модификациям, как и временным, так и пространственным. В рамках исследований, целью которых является анализ имеющихся видов, их поселение и периоды роста, сукцессия популяций, и обилие основных сидячих организмов, морской биолог может применять искусственные субстраты, погруженные в море на разных глубинах, в заранее выбранных местах.

Применение этих искусственных субстратов и возможность расположения их по мере потребления и на любой продолжительность, дает возможность проводить важные "естественные" испытания, которые ведут к решению ряда вопросов теоретической и прикладной морской биологии. Применение такой методики обеспечивает морского эколога преимуществами, например в течение исследования следующих вопросов: происхождение и эволюция бентических сообществ; анализ сложных мутуалистических взаимодействий между членами сообщества и исследование характера химических посредников, которые, возможно, будут играть основную роль в этих взаимодействиях; изучение биологии личинок и истории жизни; применение "сообщества обрастателей" в качестве показателей качества воды специалистами по загрязнению; и также исследование симпатрических и аллопатрических внутривидовых дивергенций и оценить роль естественного отбора для определения наблюдаемых различий генетиками по населению. Так как я по специальности генетик, обращаю больше внимание на этот последний пункт. В дальнейшем мы узнаем результаты исследований по вышеупомянутым направлениям и как они могут помочь решить некоторые вопросы специалистов по сообществам обрастателей.

Для обсуждения эволюционных вопросов сперва нужно предварительное описание современных "средств труда" экологического-генетика. Иначе говоря, описание тех бентических



организмов, которые подходят генетическому анализу дифференцировки.

Генетическое обоснование отличий между и внутри географически разделенными популяциями одного вида посредством лабораторных экспериментов изучалось лишь для нескольких организмов. Исследования в этой области начались с открытием вида, который обнаруживает видимые генетические полиморфизмы, и которого можно выращивать и скрещивать в лаборатории. С этой точки зрения, очень полезными оказались следующие: изоподы, например *Jaera* и *Sphaeroma*, копеподы рода *Tisbe*, сложная асцидия *Botryllus*, и червь полихета *Pomatoeceros*. В пример я коротко ссылаюсь на случай *Sphaeroma serratum* которые представляют собой пять главных морфов вдоль берегов Бретани. Они отличаются образцами своих цветов. Бокуэт, Леви и Теиссиер (см. Lejuez, 1974) доказали, что фенотипы *discretum*, *lunulatum*, *ornatum*, *signatum* и *albicans* являются под контролем четырех пар независимых аллелей, которые составляют эпистатическую серию. Частоты этих генов, хотя они очень стабильны во времени, изменяются в зависимости от станции. Уже несколько лет с большим интересом следует географическое распределение и разные генотипы и фенотипы этого вида. По некоторым наблюдениям можно предположить некоторые взаимосвязи между частотой разных морфов и температурой. Кроме того, возможно было определить, что причиной разниц между местностями является влияние "Брайта", так как плотность естественных популяций *Sphaeroma* довольно высока. Недавно Вест (1964) и Бишоп (1969) подобным способом исследовали другой вид, *Sphaeroma rugicauda*, который очень распространен вдоль английских берегов. В этом случае морфы контролируются несколькими не-эпистатически взаимодействующими генами. Один из них, *yellow*, подвергается сезонным колебаниям. Самая высокая частота оказывается зимой, что предполагает адаптивную функцию для этого полиморфа.

Колонияльный асцидиан *Botryllus schlosseri* является другим примером, который изучали Саббадин (1972) в Италии и Милкман (1967) в США. Для популяции из Венецианского лагуна, Саббадин со студентами обнаружили Менделизмическую основу полиморфизма цвета, который характеристический этому виду: сегрегация на четырех локусах считается причиной клеток оранжевого, красноватого и голубого пигмента, и одно или двойно полосные межсифонные полосы. Но, как и это случается с *Sphaeroma*, отборное значение полихроматизма *Botryllus* можно только предполагать.

Харпактикойд копепод *Tisbe reticulata* является видом для которого можно было доказать адаптивную функцию полиморфизма. *T. reticulata* характеризуется выдающимся полиморфизмом, который состоит из отличающегося распределения и цвета пигмента в гиподермических клетках цифлоторакса и свободных тораксических сегментов. В Венецианском лагуне

этот вид изображается тремя главными формами, которые можно идентифицировать в обоих полах, а также одним менее значительным вариантом. Этот полиморфизм, который контролируется рядом аллелей на том же самом локусе,  $VV$ ,  $V^M$ , и  $v$  - адаптивный и уравновешенный. Он поддерживается превосходством гетерозиготных генотипов (Battaglia, 1964, 1970). На самом деле, имеются экспериментальные данные, которые доказывают, что некоторые физико-экологические параметры, например, соленость и температура, сильно воздействуют в качестве отборных посредников на различные генотипы. Особенно, различия температуры воды являются причиной различия равновесия частот генов, которые контролируют полиморфизм. Это правильно и для естественных и для экспериментальных популяций.

Возможность, что физические факторы отбора также действуют для другого вида, *Tisbe*, *T. holothuriae*, предполагается некосвенным способом, по разным степеням "скрытой генетической изменчивости" в популяциях из южной Франции, которые живут в морских и солоноватоводных местообитаниях (Battaglia, 1970). Подобное положение, которое недавно открыли в двух популяциях верхнего Адриатического моря подтверждает гипотезу, что эти внутрипопуляционные отличия являются причиной разных экологических характеров, и следовательно, разных отборных давлений окружающей среды, из которой популяции происходят.

Кроме того, вид *Tisbe holothuriae* оказывает переменную терпимость к низким соленостям. Физиологические географические роды - очевидно генетические роды, так как наблюдаемые физиологические различия сохраняются в популяциях выращенных в лаборатории на протяжении многих лет (Battaglia, 1967).

Еще другой вид, *Tisbe clodiensis*, оказывает полихроматизм, контролируемый лишь двумя аллелями того же гена. В этом случае полиморфизм уравновешен, так как гетерозис играет значительную роль в его поддержке. Экспериментальные популяции *T. clodiensis* в итоге достигают равновесия. Последовательно, предполагается, что этот полиморфизм имеет адаптивное значение. Однако, оказывается, что величины равновесия зависят в значительной степени, от первоначального состава популяции, а воздействие факторов, например солености или температуры, является менее значительным. Можно сказать, что для *Tisbe clodiensis*, биотические факторы отбора являются более значительными чем физические. Разработали опыт для испытания следующей гипотезы: биотические факторы окружающей среды могут воздействовать на генетическую структуру популяций морского вида. Опыт состоит из выращивания в том же самом сосуде культуры два вида *Tisbe* (*T. clodiensis* и *T. reticulata*). Оба вида полиморфические, и поэтому способны ясно проявлять возможные генетические влияния сосуществования. Оказалось, что присутствие *T. clodiensis* не влияет на частоты генов при равновесии для



*T. reticulata*. Однако, величины равновесия *T. clodiensis* значительно изменяются при присутствии или отсутствии *T. reticulata* в том же самом сосуде культуры (Табл. 1.). Еще непонятно какой механизм является причиной этого явления. Вполне возможно, что химические взаимодействия играют роль между этими двумя конкурентными видами.

Очевидно, применение видов, которые оказывают видный полиморфизм, очень полезно для изучения эволюционных явлений, в короткие промежутки, которые доступны биологу. В отсутствии таких благоприятных условий, существует другой полезный способ обнаружения и оценки генетической изменчивости - именно, анализ изменчивости протеинов электрофорезным методом. Имеется все более и более примеров исследований морских популяций этим методом. Главная цель - объяснить возможное адаптивное значение этих биохимических полиморфизмов и определить степень сходства наблюдаемой генетической изменчивости к экологической стабильности или разнообразности.

Так как эта область будет скоро разработана Гучем и Левинтоном, которые посвящают большинство своих последних усилий к исследованию биохимических полиморфизмов организмов сообществ-обрастателей (см. Gooch, 1975; Koehn, Mitton, 1972; Levinton, Fundiller, 1975), я буду ограничивать себя к одному случаю адаптивного полиморфизма энзима, который недавно исследовали в нашей лаборатории. Электрофорезным методом испытывали морского амфипода *Gammarus insensibilis*, на несколько энзимные системы. В особенности, эстеразные системы оказались полиморфными на уровне пяти локусов (Battaglia, Bisol, 1975). Результаты скрещивания и совпадение с распределением Харди-Вейнберг указывают генетический характер этого полиморфизма. Одно из данных локусов, Эст-6, подвергается большим сезонным колебаниям (Табл. 2.). Отклонения от Харди-Вейнберга объясняются избытком гетерозиготов. Кажется, что наблюдаемые изменения частоты генов в большинстве зависят от естественного отбора. По лабораторным опытам предполагается, что температура является главным фактором с этой точки зрения.

Мы уже заметили, что копеподы рода *Tisbe* являются очень хорошим объектом для изучения популяционной генетики в морской среде. Кроме того, благодаря недавнему открытию нескольких симпатрических и аллопатрических видов родичей и изменчивых степеней размножительной изоляции географических популяций того же самого рода, *Tisbe* является превосходным организмом и для исследования образцов видообразования (Volkman-Rocco, 1971; Volkman-Rocco, Battaglia, 1972; Battaglia, Volkman-Rocco, 1973).

Существуют виды, например *Tisbe holothuriae*, разные географические популяции которых, включая те разделенные Атлантическим океаном, вполне межплодородны. Их F<sub>1</sub> гибриды часто гетеродные. Популяции других видов, например *Tisbe*



Таблица 1

Биотические факторы отбора для *Tisbe clodiensis*. Частота аллеля *p* в экспериментальных популяциях *T. clodiensis*, со и без *T. reticulata* в той же самой культуре. Начальная частота = ,50 (Battaglia, 1970).

| Отбор Проб<br>(каждые 20 дней) | Моновидовые<br>Популяции | <i>T. clodiensis</i> +<br><i>T. reticulata</i> |
|--------------------------------|--------------------------|--|
| 1                              | ,88                      | ,59  |
| 2                              | ,86                      | ,69  |
| 3                              | ,84                      | ,49  |
| 4                              | ,81                      | ,60  |
| 5                              | ,75                      | ,65  |
| 6                              | ,76                      | ,69  |
| 7                              | ,81                      | ,65  |
| 8                              | ,78                      | ,61  |

Таблица 2

Адаптивный полиморфизм для *Gammarus insensibilis*. Сезонные изменения частоты генов для локуса Эст-6 (Battaglia, Bisol, 1975).

| Месяц   | N   | Частот генов Эст-6-р |
|---------|-----|----------------------|
| октябрь | 179 | ,10                  |
| ноябрь  | 140 | ,22                  |
| декабрь | 174 | ,45                  |
| январь  | 119 | ,49                  |
| апрель  | 58  | ,21                  |
| май     | 38  | ,04                  |
| июль    | 51  | ,02                  |

*reticulata*, также межплодородные, но имеются доказательства начальной плодородной изоляции. Самый интересный случай касается *Tisbe clodiensis*, разные географические популяции которого оказывают все стадии дивергенции размножения, начиная с полной межплодородности до полной стерильности. Кроме того, часто встречается "относительная внутривидовая несовместимость". Детальное описание данного случая, который во многом похожий на *Drosophila paulistorum*, сейчас публикуется (Volkmann, Battaglia, Varotto).

Сейчас также исследуются биохимические полиморфизмы *Tisbe*. Первоначальные результаты электрофорезных исследований на общие протеины и 15 энзимных систем нескольких видов, родов и генотипов, показывают, что биохимическое сходство увеличивается со степенью таксономического сходства (Табл. 3.).

Таблица 3

Показатель сродства для биохимических свойств между видами, видами родичей, полувидами и географическими родами *Tisbe* (число применяемых таксономических единиц в скобках).

|  |      |
|--|------|
| Вид (9)                                    | 6,1  |
| Виды родичей (5)                           | 23,2 |
| Полувиды (5, группа <i>T. clodiensis</i> ) | 56,7 |
| Роды (7, <i>T. holothuriae</i> )           | 77,4 |

Данные случаи подчеркивают в работе генетиков полезность и уместность некоторых видов, принадлежащих сообществам обростателям или тесно связанным с ними.

Открытие легко выращивающих бентических видов и более распространенное применение электрофорезного анализа, дают большие возможности для изучения генетического разнообразия морского местообитания. Сейчас мы рассмотрим полезность имеющихся результатов в решении вопросов морского эколога или биологического океанографа. Например, доказательство отборного значения некоторых биотических средовых факторов может указать новый подход к вопросу происхождения и эволюции бентических сообществ. Кроме генетических исследований, нужны другие методы изучения характера и функции возможных химических посредников для исчерпывающего изучения данного вопроса. В конце концов, эти посредники представляют собой значительные влияния генного воздействия. Такой подход может способствовать к лучшему пониманию адаптивных и эволюционных стратегий морских организмов.

Результаты генетических исследований сообществ-обрастателей также помогут объяснить некоторые вопросы биологии личинок, с особым вниманием на вопрос взаимодействия между личиночными и взрослыми стадиями. Возможно, что рассмотрение биотических факторов отбора предоставит полезную подготовку для дальнейшего рассмотрения этой весьма интересной точки зрения.

Мы уже обратили внимание на то, что для *Tisbe clodiensis* в противоположность *T. reticulata*, биотические факторы, по-видимому, играют более значительную отборную роль чем физические факторы. Само присутствие другого вида в сосуде культуры *T. clodiensis* воздействует на способность по меньшей мере одного из его локусов. То есть, межвидовая конкуренция *T. clodiensis* в значительной степени определяет отборные величины некоторых генов. Данный анализ недавно расширили до степени внутривидовой конкуренции (Fava, 1974, 1975).

Применилось пять типов экспериментальных популяций с целью определения, более точным методом, биотические факторы отбора, которые воздействуют на способность различных генотипов *T. clodiensis*:

- 1) Популяции начались с одинаковым количеством неоплодотворенных самок и самцов трех генотипов ( $\underline{pp}$ ,  $\underline{pP}$ ,  $\underline{PP}$ ) на  $f(\underline{p}) = f(\underline{P}) = 0,5$  - по соотношениям Харди-Вейнберг;
- 2) Популяции начались с одинаковым количеством гетерозиготных самок и самцов;
- 3) Популяции начались с одинаковым количеством рецессивных гомозиготных самок и доминантных гомозиготных самок, каждая оплодотворена самцом того же генотипа;
- 4) Популяции начались с неоплодотворенными самками и самцами трех генотипов на  $f(\underline{p}) = 0,2$ ,  $f(\underline{P}) = 0,8$  - по соотношениям Харди-Вейнберг;
- 5) Одна популяция, которая отличается от #4 следующим:  $f(\underline{p}) = 0,7$  и  $f(\underline{P}) = 0,3$ .

Частоты генов этих популяций исследовались через приблизительно 15 поколений. По результатам предполагаются взаимоотношения между генотипами, которые могут влиять на их выживание. Взаимодействие между взрослыми и личиночными стадиями очень интересное. Способность *Tisbe clodiensis* является функцией генетической структуры и плотности популяции. По некоторым сравнениям можно предполагать, что здесь также играет роль половой отбор. Затем, отборное давление определяется множеством биотических компонентов, которые действуют во время разных стадий жизненного цикла. Это похоже на *Drosophila*, который описал Коджима и Тобари (1969). Можно предполагать, что в *T. clodiensis*, по меньшей мере при экспериментальных условиях, включается механизм, который зависит от частот. В таком случае, условия равновесия определяются не только по гетерозиготному преимуществу,



а также, или в большинстве, прогрессивным уменьшением коэффициентов отбора, по мере достижения равновесий.

Механизм, которым конкурентные виды или генотипы модифицируют величины равновесия можно объяснить правдоподобной гипотезой химических взаимодействий. Эта гипотеза подтверждается результатами других опытов, в которых старались выяснить, возможно ли изменить выживание генотипа *T. clodiensis* со стадии науплиуса до взрослой стадии путем присутствия других генотипов в том же самом сосуде культуры. В первой стадии опытов выживание науплиусов, pp, измерялось следующим образом: 1) в мономорфической культуре, 2) в присутствии взрослых самок pp, и 3) в присутствии взрослых PP самок. Подобный опыт проводили для науплиусов pp. По результатам кажется, что величины выживания науплиусов значительно ниже, особенно для науплиусов pp, для тех, которые являются в конкуренции со взрослыми другого генотипа.

Несколько специалисты заметили такие взаимодействия между генотипами одного вида *Drosophila* например, Вейсброт, Давуд, Стрикбергер, Хуанг, Сингх и Коджима (см. Fava, 1974, 1975). Они успешно доказали, что это явление контролируется типом "кондиционирования" среды биотическими продуктами разных генотипов. Возможно, что для *Tisbe* этот механизм основан на производстве дифференциальных токсических метаболитов. В заключение, значительность биотических факторов *T. clodiensis* является довольно убеждающим оправданием специфического типа географической изоляции, которая встречается в этом виде.

Гипотеза химических посредников может быть полезной для объяснения некоторых механизмов, которые являются причиной разниц между "эволюционными историями", которые часто наблюдаются в сообществах обростателей. Аллее предполагал уже в 1934 г., что водные биологические ассоциации могут обуславливать окружающую среду путем выделений или экскреции, характер и биологическое воздействие которых, являются одной из самых важных задач синэкологии (или, "физиологии-массы", по наименованию Аллея).

В своих замечательных исследованиях, Провасоли (1963) доказал, что эти химикалия имеют трофические, и также защитительные и олигодинамические функции. Эти последние действуют путем "аллелохимии" между особями, принадлежащими к разным видам (Whittaker, Feeny, 1971); а когда особи принадлежат одному виду, путем феромонов или самоингибиторов. Феромоны влияют на размножительное поведение, на общественный контроль и опознавание и на делимитацию территории. Самоингибиторы в основном контролируют плотность популяции. Теория значительности некоторых органических соединений в море, которые считаются факторами конкуренции, последовательности, и интеграции морских сообществ приписывается Лукасу (1955). Термин "эктокрин" обозначает внешние метаболиты. Лукас также внедрил в употребление термин "эктокрин", который обозначает внешние метаболиты с похожими олигодинамическими свойствами.

Поурриот (1966) изложил, что обсуждение физических факторов, минеральных химических элементов, и трофических межорганизмовых соотношений — недостаточно для объяснения структуры водных сообществ, и более недостаточно для объяснения их временной и пространственной изменчивости. Наверно, с открытием внешних метаболитов, которые действуют в качестве химических посредников, мы объясним сложные явления мутуализма и антагонизма, которыми регулируются сообщества.

Например, Ауберт со сотрудниками (см. Sarà, сейчас публикуется) недавно описали периодическую систему антибиотиков в одноклеточной планктонной водоросли, в которой биосинтез антибактериальных веществ активируется или ингибируется некоторыми химикалиями, в зависимости от времени года. Я хотел бы упомянуть об одном из многих случаев, которые описали французские авторы. А именно, случай взаимоотношений между диножгутиковым *Prorocentrum micans* и некоторыми диатомеями. *P. micans* производит посредника (протеин с молекулярным весом приблизительно 50.000), который способен ингибировать антибиотический синтез диатомеи, который, в свою очередь, производит посредника (вероятно, нуклеопротеин), который способен внушать синтез ингибитора в *P. micans*. Такие механизмы обратной связи, которые, по-видимому, очень распространены в морской среде, могут служить пояснением некоторых, иным образом неясных, изменчивостей в равновесии фито- и зоопланктонных популяций.

Влияние внешних метаболитов не ограничивается пелагической жизнью, а также включает взаимодействия между бентическими организмами. Например, организмы данного вида могут производить некоторые вещества, которые, хотя они в *sensu strictu* не определяются на феромоны, но все-таки, они могут воздействовать на другие особи того же самого вида путем побуждения самоантагонистических реакций, исходом которых, в случае высоких плотностей популяций, происходит задержка роста и размножения. Найт-Джоунс и Мойс (1961) включили несколько бентических организмы, например асцидии, мшанки и губки в этот тип контрольного механизма внутривидовой конкуренции. Они приводят еще другой пример из жизни сидячих организмов, где особую роль играют вещества, которые привлекают личинки, этим образом принуждая их поселяться на субстратах, благоприятных дальнейшему развитию. Очень тщательно исследовались механизмы фиксации *Balanus balanoides* и других морских желудей — начиная с ранних исследований Найт-Джоунса (1953), который изучал стадное поведение, вплоть до недавнего определения веществ-вызывателей гликопротеинов и нуклеиновой кислоты (Gabbott, Larman, 1971).

Наблюдения Криспа (1974) также являются очень значительными для анализа механизмов осознания. Крисп назвал вещество, которое привлекает циприсовидного *B. balanoides* и *Elminius modestus* — "артроподином", то есть,

тепло-устойчивым компонентом кутикула. Кажется, что реакция к стимулу происходит путем сознания особенных конфигураций "артроподина".

Явления этого типа (см. также Scheltema, 1963), которые часто предполагают точную определенность действия, обязательно включают генетические факторы. Дойл (1975) недавно пытался разработать теорию "отбора местообитания в изменчивых средах", особенно, что касается поселения планктонных личинок сидячих морских беспозвоночных. С целью предсказания, окажут ли личинки предпочтения местообитания, поведение поселения считается Марковской цепью со следующими возможностями перехода: возможность найти субстрат, подвергнуться метаморфозу на субстрате, выжить до взрослой стадии, или погибнуть в планктоне. Модель иллюстрируется результатами наблюдений трубчатого червя серпулиды

*Spirorbis borealis*. Относительная привлекательность водоросли фукоиды в качестве субстрата для личинок отличается между популяциями *Spirorbis*. Найт-Джоунс и др. (1971) полагают, что эти межпопуляционные отличия *Spirorbis* не основаны на негенетическом "обусловлении" личинок во время эмбриогенеза. Хотя генетические аспекты предпочтительного поселения экспериментально еще не изучались, "средства труда", которые сейчас доступны морскому экологу наверно приобретают возможные сведения к этому вопросу. Тогда будут испытывать предсказания Дойла, которые касаются образцов доминантности и аддитивной генетической изменчивости в предпочтительном поселении личинок. Правильное применение электрофорезного метода также позволит нам оценить степень, до которой структура сообщества-обрастателей зависит от генетической структуры составных видов.

Еще одним важным аспектом сообщества обрастания является возможность использования его в роли показателя качества окружающей среды (Relini, Barbaro, Francescon, 1972). Согласно Редфилду и Дивы (1952), возможно считать это сообщество кульминационным пунктом, который характерен особенному субстрату и местности. То есть, его структура может отражать как и естественные так и неестественные перемены, которым подвергается окружающая среда в диапазоне времени и пространства. Благоразумно предполагать, что то, что применяется к обществу целиком, также применяется видам данного общества, генетический состав которого, можно предполагать, отражает отборные изменения окружающей среды. Некоторые бентические сидячие организмы, например *Mytilus*, являются самыми подходящими объектами исследований с целью определения влияния на генетическую структуру популяций особенно разрушенной окружающей среды; и если такое влияние существует, сильно ли оно влияет. Исследования в этой области сейчас исполняются в нашей лаборатории и, по-видимому, результаты очень перспективны.



Можно исследовать другие бентические организмы, например *Gammarus*, *Tisbe* или *Nereis* с целью обнаружения возможного развития генетически вызванной терпимости к некоторым загрязнителям. Несколько лет тому назад Бриан и Хаммерстоун (1971) изучали адаптацию полихета *Nereis diversicolor* к эстуарным отложениям, которые содержат высокие концентрации меди. Животные с высоким содержанием меди выживают в загрязненных районах, потому что у них уже появилась терпимость к токсическим действиям меди - терпимость от которой не легко освободиться, но которую трудно приобретать животным, которым она не характерна. Похожие обстановки существуют в старых отвалах шахт, где развились популяции сухопутных растений, которые имеют терпимость к металлам. МкНеиллы и Бадшоу (1968) успели доказать генетический характер этой приобретенной терпимости к меди для *Agrostis tenuis*.

В итоге, вышеобсужденные исследования являются примерами все увеличивающейся значительности много-отраслевого подхода к объяснению факторов, которые влияют на происхождение и эволюцию сообществ-обрастателей. Тем же самым, они представляют собой новые средства для решения различных вопросов, которые требуют полевые наблюдения в сочетании с лабораторными экспериментами.

# ЛИТЕРАТУРА

- Allee, W. C. 1934. Recent studies in mass physiology. *Biol. Rev.*, 1:1.
- Battaglia, B. 1964. Advances and problems of ecological genetics in marine animals. *Genetics Today*, pp. 451-463. Proceed. XI Int. Congr. of Genetics. Pergamon Press.
- Battaglia, B. 1967. Genetic aspects of benthic ecology in brackish water. *Estuaries*, ed. by G. H. Lauff. Publ. Am. Asso. Advmt. Sci., 83: 574-577.
- Battaglia, B. 1970. Cultivation of marine copepods for genetic and evolutionary research. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 20: 385-392.
- Battaglia, B., and Volkmann-Rocco, B. 1973. Geographic and reproductive isolation in the Marine Harpacticoid Copepod *Tisbe*. *Mar. Biol.* 19: 156-160.
- Battaglia, B., and Bisol, P. M. 1975. Biochemical polymorphisms in marine crustaceans in relation to their ecology. *Proc. 9th Europ. mar. Biol. Symp.*, pp. 573-585, ed. by H. Barnes. Aberdeen Univ. Press.
- Bishop, J. A. 1969. Changes in genetic constitution of a population of *Sphaeroma rugicauda* (Crustacea: Isopoda). *Evolution*, 23: 589-601.
- Bryan, G. W., and Hammerstone, L. G. 1971. Adaptation of the polychaete *Nereis diversicolor* to estuarine sediments containing high concentrations of heavy metals. I. General observations and adaptation to copper. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 51: 845-863.
- Crisp, D. J. 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. *Chemoreception in Marine Organisms*, pp. 77-85, ed. by P. T. Grant and A. N. Mackie. Academic Press.
- Doyel, R. W. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Amer. Nat.*, 109: 113-126.
- Fava, G. 1974. Competizione intraspecifica in *Tisbe clodicensis* (Copepoda, Harpacticoida). *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti*, 132: 75-85.

- Fava, G. 1975. Studies on the selective agents operating in experimental populations of *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida). *Genetica*, 45:289-305.
- Gabott, P. A., and Larman, N. N. 1971. Electrophoretic examination of partially purified extracts of *Balanus balanoides* containing a settlement inducing factor. *Proc. 4th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 143-154, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Gooch, J. L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. *Marine Ecology - A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Vol 2(1): 349-409, ed. by O. Kinne. Springer Verlag.
- Knight-Jones, E. W. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during settling in *Balanus balanoides* and other barnacles. *J. Exp Biol.*, 30:584-598.
- Knight-Jones, E. W., and Moyse, J. 1961. Intraspecific competition in sedentary marine animals. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 15:72-95.
- Knight-Jones, E. W., Bailey, G. H., and Isaac, M. J. 1971. Choice of algae by larvae of *Spiroborhis spiroborhis*. *Proc. 4th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 89-104, ed. by D. J. Crisp. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Koehn, R. K., and Mitton, J. B. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and adaptive strategy at an enzyme locus. *Amer. Nat.*, 105:47-56.
- Kojima, K. and Tobari, Y. N. 1969. Selective modes associated with karyotypes in *Drosophila ananassae*. II. Heterosis and frequency-dependent selection. *Genetics*, 63: 639-651.
- Lejuez, R. 1974. Génétique comparée du polychromatisme chez les Sphéromes. *Le polymorphisme dans le règne animal. Mém. Soc. Zool. de France*, 37:41-59.
- Levinton, J. S., and Fundiller, D. L. 1975. An ecological and physiological approach to the study of biochemical polymorphisms. *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 165-179, ed. by H. Barnes. Aberdeen University Press.
- Lucas, C. E. 1955. External metabolites in the sea. *Papers in Marine Biology and Oceanography, Suppl. to Deep Sea Res.*, 3:139-148.



- McNeilly, T., and Bradshaw, A. D. 1968. Evolutionary processes in populations of copper tolerant *Agrostos tenuis* Sibth. *Evolution*, 22:108.
- Milkman, R. 1967. Genetic and developmental studies in *Botryllus schlosseri*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 132:229-243.
- Pourriot, R. 1966. Métabolites externes et interactions biochimiques chez les organismes aquatiques. *Année Biol.*, 78:337-374.
- Provasoli, L. 1963. Organic regulation in phytoplankton fertility. *The Sea*, Vol. 2, pp. 165-219, ed. by M. N. Hill. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Redfield, L. W., and Deevy, E. S. 1952. Temporal sequences and biotic successions. *Marine Fouling*. Woods Hole: Woods Hole Oceanogr. Inst.
- Relini, G., Barbaro, A., and Francescon, A. 1972. Distribuzione degli organismi del fouling in relazione all'inquinamento urbano di Venezia. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti*, 130:433-448.
- Sabbadin, A. 1972. Results and perspectives in the study of a colonial Ascidian, *Botryllus schlosseri*. *Proc. 5th Europ. mar. biol. Symp.*, pp. 327-334, ed. by B. Battaglia. Padua and London: Piccin.
- Sarà, M. (in press) Relazioni chimiche fra gli organismi nel mare. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*.
- Scheltema, R. S. 1963. Interaction of a gastropod veliger and bottom sediment resulting in metamorphosis. *Proc. Int. Cong. Zool.*
- Volkman-Rocco, B. 1971. Some critical remarks on the taxonomy of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Crustaceana*, 21:127-132.
- Volkman-Rocco, B., and Battaglia, B. 1972. A new case of sibling species in the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Proc. 5th Eur. mar. Biol. Symp.*, pp. 67-80, ed. by B. Battaglia. Padua and London: Piccin.
- Volkman-Rocco, B., Battaglia, B., and Varotto, V. (in press) A study of reproductive isolation within the superspecies *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida).

West, D. A. 1964. Polymorphpism in the Isopod *Sphaeroma rugicauda*. *Evolution*, 18:671-684.

Whittaker, R. H., and Feeny, P. P. 1971. Allelochemics: chemical interaction between species. *Science*, 171: 757-770.

## ТЕКУЩИЕ ПРОБЛЕМЫ МОРСКОЙ ГЕНЕТИКИ

James L. Gooch  
Department of Biology  
Juniata College  
Huntingdon, Pennsylvania 16652

### ВВЕДЕНИЕ И ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Существует много разрозненных публикаций по развитию, морфологии, физиологии и поведению личинок морских беспозвоночных. Исследователи часто отмечали внутрипопуляционную и межпопуляционную изменчивость изученных ими особенностей, частично приписывая ее генетическим различиям. Хотя такие косвенные указания на генетику и обычны, но в настоящее время, кроме специализированной литературы по марикультуре ракообразных, количество статей по генетике личинок очень незначительно. Из-за недостатка первичной литературы я позволил себе расширить пределы настоящего обзора и включить общие вопросы по морской генетике и по расселению.

Геномы организмов всегда считались таинственными, и это понятно: морфологию можно изучать только по животному, физиологию — по живому животному, а генетику можно изучать только когда животное может скрещиваться и размножаться в лаборатории.

Ценные сведения дают некоторые морские беспозвоночные, в отношении которых удалось добиться регулируемого скрещивания, как например, *Tisbe* доктора Бруно Батталья. Много можно узнать путем исследования аллоферментов организма, хотя оно и не заменяет генетический анализ организмов, осуществляемый путем регулируемых скрещиваний, изучения сцеплений и анализа кариотипов. Аллоферменты — это варианты белков по их подвижности на электрофорезных гелях, связанные с мутационными изменениями соответствующих структурных генов. Электрофореграммы аллоферментов могут быть переведены в генотипы особей с учетом отдельных локусов, что в свою очередь может далее быть охарактеризовано основными параметрами популяционной генетики — частотами генотипов и аллелей в популяциях. С начала изучения аллоферментов, более 10 лет тому назад, удалось извлечь из "черного ящика генома" более 30 локусов, определяющих белки.



Личинки (по определению) - это не что иное, как "особи до размножения", и, таким образом, они отделены ступенью от основного процесса микроэволюции - дифференциального размножения фенотипов и соответствующих генотипов. Это не уменьшает их значения в адаптации и эволюции. Неосознанное предположение, что личинка - это еще не сформировавшийся предвестник взрослого организма, как и желудь дуба Аристотеля, не выдерживает критики. Все стадии жизненного цикла в равной степени должны адаптироваться к окружающей среде, одновременно выполняя те функции, которые имеют адаптивное значение только для поздних стадий. Так, например, взрослые используют резервы энергии в производстве гамет; расселяющиеся личинки гибнут в поисках субстрата, подходящего для питания, роста и размножения взрослых. Виды с планктотрофными личинками временно являются полиморфными: личиночные стадии у них служат расселению, а взрослые - размножению. Это функциональное разделение жизненного цикла означает, что единые процессы эволюции действуют до некоторой степени по-разному на личинки и на взрослые стадии. Самые важные из таких процессов это 1) мутация, 2) случайный дрейф, 3) миграция и поток генов, 4) естественный отбор.

1) Личинки не являются производителями мутаций (кроме тех мутаций, которые встречаются в зачатках зародышевой ткани), и они не передают мутации. Однако адаптивность новой мутации сначала испытывается личинками, если мутантный локус функционирует на данной стадии.

2) Случайный дрейф связан обратной зависимостью с размерами популяции, а размер местной популяции обычно бывает самым высоким вскоре после размножения. Расселение и смертность могут уменьшить плотность личинок до такой степени, что каждое новое местообитание колонизируется всего несколькими особями. Этому препятствует склонность личинок к агрегации и их привязанность к определенным местообитаниям или к взрослым особям одного и того же вида. Колонизация малого масштаба вызывает дрейф по принципу основателя. Случайные изменения генных частот обязаны ошибке выборки, возникающей при изучении малого генофонда из большого. Кроме того, после момента основания колонии произойдет потеря гетерозиготности, в период основания колонии достигающая приблизительно  $1/2 N_e$ , где  $N_e$  обозначает число эффективно (и произвольно) размножающихся колонизаторов (Crow, Kimura, 1970).

3) Морские личинки функционально аналогичны побегам растений. Они могут быть самоподдерживающимися (планктотрофическими личинками) и играть роль в выборе места поселения. Среди расселяющихся видов животных обычно такое явление, при котором мигрируют молодые, не начавшие размножаться животные (Wilson, 1975). Это, несомненно, эволюционное приспособление, так как вышеупомянутые особи имеют самый высокий потенциал размножения. Такой потенциал,  $v_x$ , является тем

относительным числом женского потомства, которое дает каждая самка возраста  $x$ ; величина его вычисляется по скорости выживания определенного возраста и по скоростям оплодотворения. Величина  $v_x$  рассеивающих видов, наверное, является самой высокой у тех поселяющихся личинок, которые уже испытали самую высокую смертность и еще не стали размножаться.

4) Естественный отбор действует, начиная с образования гамет и до того времени, когда величина  $v_x$  выживающих особей достигает нуля. Отбор через смертность влияет негативно, осуществляя выбраковку фенотипов и генов. Это единственная форма отбора у личинок, которые являются только консерваторами генов. Среди выживающих взрослых будет изменчивость в генетической адаптивности, результатом которой будет изменчивость в передаче генов следующему поколению. Эта более положительная сторона естественного отбора касается генов, а не генотипов, которые разделяются на составляющие гены и группы сцепления в мейозе раздельнополых и в скрещивании двуполых организмов. С другой стороны, многие или почти все оптимальные родительские генотипы могут быть переданы в указанном виде путем бесполого размножения, телитокического партеногенеза и самооплодотворения.

В общем, партеногенез и самооплодотворение являются второстепенными по отношению к двуполому состоянию морских беспозвоночных (обзор типов размножения у морских организмов - в работах Гардинера, 1971 и Уайта, 1973). Это означает, что родительские генотипы, испытанные выживанием, не сохраняются. Из этого следует, что случайная изменчивость родительской среды делает ее неточным предсказателем успеха потомства в размножении (Williams, 1975). Лучшая стратегия, чтобы увеличить до максимума число занятых местообитаний и улучшить сочетание между некоторыми из новых генотипов и их средой - это сочетание полового размножения, которое генерирует изменчивость, со способностями рассеивания личиночной миграции. Многие члены сообществ-обрастателей, как например, губки, гидроиды, бриозои и асцидии используют двойную стратегию, путем которой первоначальные генотипы расширяются пространственно *in situ* путем образования колонией, а колонизация дальнего действия осуществляется личинками, появляющимися при половом размножении (Williams, 1975).

Мутация, дрейф, поток генов и естественный отбор взаимодействуют, вызывая эволюционные изменения. В настоящее время не известно, вызвана ли эволюция, главным образом, накоплением изменений по многим независимым локусам или неаддитивными эпистатическими многолокусовыми эффектами. На позвоночных получены некоторые доказательства, что наиболее существенны в эволюции скорее изменения по регуляторным, а не по структурным локусам (King, Wilson, 1975; Wilson, Maxson, Sarich, 1974). В своей работе популяционные биологи предполагают, что единица эволюционного процесса - это изменение частоты аллеля в одном локусе. Этот подход,

а также исследование сцепления или селективных связей аллелей в нескольких локусах - это все, что представляют нам исследования по генетике аллозимов. Такой же подход использован и в настоящем обзоре.

Мутация - это слишком медленный процесс, чтобы играть большую роль в краткосрочных генетических исследованиях природных популяций. Случайный дрейф, поток генов и естественный отбор могут быть весьма значительными для отдельных поколений. Величина дрейфа зависит от размера популяции и от структуры скрещивания. Величина эффективного потока генов зависит от пропорции мигрантов и от генетических различий между обменивающимися популяциями. Величина естественного отбора зависит от частоты пригодности в популяции (фундаментальная теорема Фишера, 1930). Эффекты генетического дрейфа приводят к уменьшению генетической изменчивости в популяциях (на  $1/2 N_e$ /поколение) и к генетической дифференциации необменивающихся соседних популяций. Оба эффекта обозначаются  $f$  - коэффициентом инбридинга популяций и изменчивостью частот генов среди подразделенных популяций. Мера последнего, вычисляемая при исследовании аллозимов, является соотношением дисперсии аллельных частот в популяциях к той теоретической дисперсии, которая имела бы место, если бы во всех популяциях были бы фиксированы один или другой аллели (Lewontin, 1974).

$$f = \frac{\frac{\sigma^2}{\bar{p}}}{\bar{p} (1 - \bar{p})}$$

$\bar{p}$  - обозначает среднюю величину частот  $p$  для популяций.

Миграция и поток генов уменьшают скорость подразделения дрейфом. В состоянии равновесия между миграцией и дрейфом (Wright, 1940):

$$f = \frac{1}{1 + 4N_e m}$$

где  $m$  обозначает пропорцию генов, которую каждое поколение получает от бесконечного генофонда. Эту формулу в работе трудно использовать, так как  $N_e$  и  $m$ , вероятно, будут неизвестны. Райт (1940) первоначально использовал эту формулу в его островной модели миграции, в которой все "острова" или скопления животных обмениваются генами в равной степени со всеми другими и размер популяции каждого острова одинаков. Такие требования явно не реалистичны для морских личинок. Кроме того, существует семейство непрерывных моделей миграции и дрейфа, в котором предполагается одна непрерывная популяция с остающейся постоянной 1-, 2- или 3-мерной плотностью. Существуют также стэпинг-стоун модели (примечание переводчика: стэпинг-стоун - камень для



перехода или средство для улучшения положения или достижения цели), в которых предусматриваются пучки популяций равного размера, которые расположены линейно или которые находятся на узлах прямоугольных решёток, обменивающихся мигрантами изотропически в одном или более измерениях только со смежными популяциями. Переменные модели также включают параметр миграции через далекое расстояние. Кимура и Вайсс (1964) дают следующую формулу изменчивости частот генов в пределах популяций в одномерной стэпинг-стоун модели;  $\underline{m}$  обозначает миграцию через краткие расстояния, а  $\underline{m}_\infty$  — низшую степень миграции черей далекое расстояние:

$$\frac{\sigma}{\underline{p}} = \frac{\underline{p} (1-\underline{p})}{1 + 4N_e \sqrt{2 \underline{m} \underline{m}_\infty}}$$

Конечно, природные популяции не будут одного размера, а миграция не будет изотропической. Кроме того, размерность не будет выражаться целым числом. Последнее это можно вычислить путем подсчета числа популяций в пределах каждого радиуса  $\underline{r}$  с центром в первоначальной популяции (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Число популяций будет независимо от  $\underline{r}$  в одномерном распределении, но будет экспоненциальной функцией  $\underline{r}$  во многомерных расположениях. Число размерностей будет экспонентом  $\underline{r}$  плюс 1. В долине Парма, в северной Италии, двумерная модель хорошо соответствует распределению людей по деревням. Но размерность является промежуточной между 1 и 2 при больших высотах (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Размерность в море наверняка большая на материковом шельфе, чем в узких эстуариях, например, в заливе Чесапикском. В стэпинг-стоун моделях генетическая корреляция уменьшается с расстоянием с минимальной скоростью при трехмерном распределении и наиболее быстро при одномерном распределении.

В формулах миграции допущено слишком много упрощений, чтобы они были полезны для морских биологов разве что в общих чертах. Но потенциально они полезны. Из параметров  $\underline{p}$ ,  $\underline{p}$ ,  $N_e$  и  $\underline{m}$  параметры  $\underline{p}$  и  $\underline{p}$  для нескольких локусов можно определить обычным способом с помощью электрофореза аллозимов. В некоторых случаях должно быть возможно оценить  $N_e$ , исключая  $\underline{m}$ , пропорцию мигрантов, определимую по степени генетической дифференциации популяций. Однако мы должны предполагать, что естественный отбор не влияет на частоту генов, а в настоящее время это предположение необосновано.

Если аллели аллозимов сходны по своей адаптивной ценности, то они селективно нейтральны. В таком случае они играют в популяционных исследованиях роль нейтральных маркеров дрейфа и миграции. Если они не сходны по адаптивной ценности, тогда они будут селективно различаться средой и их значение как маркеров значительно уменьшится. Например,

аллел, которая имеет одинаково высокую адаптивную ценность в нескольких популяциях, будет сопротивляться дрейфу, и дисперсия частоты генов в пределах этих популяций будет меньше, чем предсказанная с помощью  $N_e$ . С другой стороны, если адаптивная ценность аллеля очень изменчива среди популяций, то результатом будет очень быстрая генетическая дифференциация, имитирующая эффекты быстрого дрейфа и низкой скорости миграции. Дрейф и миграция неизбежно влияют на все локусы генома, по которым различаются частоты генов, в то время как отбор может действовать по-разному от локуса к локусу; поэтому иногда можно определить, действовал ли отбор или нет. Тем не менее, значение полиморфных аллозимных локусов стало бы более ясным, если бы было известно, нейтрально ли большинство аллелей или нет. Поскольку существует обширная литература как по нейтралистским, так и по селекционистским интерпретациям аллозимного полиморфизма, я не буду продолжать этот вопрос в настоящем докладе. Большинство ученых, которые занимаются эволюцией как экспериментально, так и в полевых условиях, склонны к селекционной точке зрения, и они собрали много подтверждающих это генетических доказательств в природе.

#### ОЦЕНКИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗЛИЧИЯ И СХОДСТВА

При сравнении двух популяций по аллозимному локусу, они могут проявить любую степень генетического различия. Незначительные статистически различия по аллельным частотам показывают, разумеется, несущественную дифференцировку. Более высокие степени дифференциации указываются 1) присутствием идентичных аллелей, но при значительно различных частотах, 2) присутствием частично не перекрывающихся серий аллелей и 3) отсутствием общих аллелей. Сформулировано несколько коэффициентов или показателей генетического различия для того, чтобы выразить дифференциацию, обычно в числовом масштабе от одного до нуля. Из обычно употребляемых коэффициентов два — коэффициент Роджерса (1972) и коэффициент Нея (1972), используют частоты аллелей, а один — коэффициент Гедрика (1971), основан на частотах генотипов. Частоты аллелей лучше подходят для оценки эволюционного расстояния (предсказанного по сдвигу в частоте и замещению аллелей) в пределах таксонов и между таксонами. Частоты генотипов лучше отражают данное распределение генов на местности и, кроме того, учитывают типы скрещиваний в популяциях. Например, все показатели хорошо "работают" для локусов в уравнении Харди-Вайнберга, в котором их коэффициенты сопряженной корреляции высоки (около 0,97; Hedrick, 1975), но только показатель Гедрика чувствителен к отклонениям от уравнения Харди-Вайнберга, указывая на возможный инбридинг или на миграцию. С целью примера ниже приводим

показатель Гейдрика:

$$I_{x \cdot y} = \frac{\sum_{j=1}^n p_{j \cdot x} p_{j \cdot y}}{1/2 (\sum_{j=1}^n p_{j \cdot x}^2 + \sum_{j=1}^n p_{j \cdot y}^2)}$$

$p_{j \cdot x}$  обозначает частоту генотипа  $j$  в популяции  $x$ ;  $n$  обозначает число генотипов.

Показатели генетического сходства обычно представляются в матрице  $N \times N$ . Обычно показатели всех полиморфных локусов, или даже мономорфных локусов, объединяются, чтобы лучше оценить генетическое расстояние. Гедрик (1975) отмечает, что при этом способе теряется много сведений, так как проявление различных локусов часто не соответствует на протяжении того же самого географического распространения даже одному району.

#### СООТНОШЕНИЕ АЛЛОЗИМНОЙ И ФЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

По 15-30 белковым локусам было выполнено обследование у десятков видов позвоночных и беспозвоночных, чтобы получить оценки генетической изменчивости. В настоящее время лучше всего исследованы следующие группы - человек и другие приматы, мелкие грызуны, некоторые саламандры и ящерицы и виды *Drosophila*. Среди морских беспозвоночных наилучше охарактеризованы следующие: *Mytilus* (Boyer, 1974; Koehn, Mitton, 1972; Levinton, 1973 и некоторые исследования, которые сейчас осуществляются; Milkman, Beaty, 1970; Mitton, Koehn, Prout, 1973) и в меньшей степени *Littorina* (Berger, 1973; Gaines, Caldwell, Vivas, 1974; Snyder, Gooch, 1973), мшанки *Schizoporella* (Gooch, Schopf, 1970; Gooch, Schopf, 1971; Schopf, 1973) и полихета *Capitella* (Grassle, Grassle, 1974).

Доля полиморфных аллозимных локусов в популяциях беспозвоночных варьирует от 25 до 75 процентов (Avice, 1974). Эти оценки основаны, главным образом, на исследованиях *Drosophila*, но, наверно, они в основном правильны и для морских беспозвоночных. Самую низкую степень генетической изменчивости имеют малые популяции с ограниченным распространением, лишенные потока генов и, по-видимому, осуществляющие инбридинг (Avice, Selander, 1971; Webster, Selander, Yang, 1972). Другие обобщения по генетике беспозвоночных состоят в том, что в мономорфных популяциях обычно фиксированы одни и те же аллели по всему ареалу вида и что дисперсия частот аллелей в пределах популяций ниже для беспозвоночных, чем для позвоночных (Avice, 1974). Принимая эти выводы, надо учитывать, что большинство генетиков считает *Drosophila*



"типичным" беспозвоночным и экстраполирует данные соответственно этому.

Кроме того, Эвайз (1974) составил таблицу средних величин коэффициента генетического сходства Роджерса популяций, принадлежащих к одному и тому же виду, и для таковых, принадлежащих к одному роду, для 11 родов позвоночных и для одного рода беспозвоночных (*Drosophila*). Коэффициенты колебались от 0,75 до 0,98 для популяций одного вида и от 0,21 до 0,84 для популяций одного рода. Очевидно, существует общий параллелизм между генетическим различием аллозимов и степенью разделения, основанного на фенетических критериях или на критериях скрещиваемости. Тем не менее, ни одно значение не указывает на порог видообразования, и показатели для одного рода и для одного вида до некоторой степени перекрываются.

Если бы индексы генетического различия точно коррелировали с фенотипической дифференциацией, тогда можно было бы уверенно использовать метод аллозимов при изучении эволюции и таксономии. В комплексе видов *Drosophila willistoni* аллозимные различия использовались для того, чтобы различать виды-двойники (Ayala, Powell, 1972; Ayala, Tracy, 1973). Эктопроты *Bugula stolonifera*, *B. simplex* и *B. turrita* из Кэйп-Кода, Массачусетс (Gooch, Schopf, 1970, и неопубликованная работа) выявляют умеренные фенетические различия, но их спектры эстеразы и малатдегидрогеназы совсем не сходны (рис. 1). В этих примерах генетическая дифференциация по белковым локусам превышает фенетическую дифференцировку.

Белковые спектры для 2-х видов крабов *Sesarma cinereum* и *S. reticulatum* по 10-ти локусам обнаруживают малые различия по подвижности. Это указывает, что по большинству локусов эти два вида фиксированы или различаются по различным аллелям гомологичных локусов (рис. 1). Некоторые аллели являются общими видами (Gooch, готовится к изданию). В этом случае небольшие фенетические различия параллельны таким же генетическим различиям.

В нескольких недавних работах показано, что фенетическая дифференциация может значительно превзойти генетическую дифференцировку. М.С. Джонсон (1975) исследовал изменчивость аллозимов у трех видов рыб рода *Menidia* (*Teleostei*, *Atherinidae*), *Menidia menidia*, *M. beryllina* и *M. peninsulae* вдоль обширного поперечного разреза Атлантического берега Северной Америки. По крайней мере два из этих трех видов оказались симпатричными в своем распространении между Новой Англией и Техасом, и автор оценивал их на конкордантную изменчивость в зависимости от градиентов солености и температуры. Суммируя большое количество сложных данных, можно сказать, что аллели по некоторым локусам при сравнениях некоторых видов изменялись конкордантно, но большинство этого не проявляло. Применительно к нашей проблеме следует сказать, что *M. Menidia* фенотипически очень изменчива на

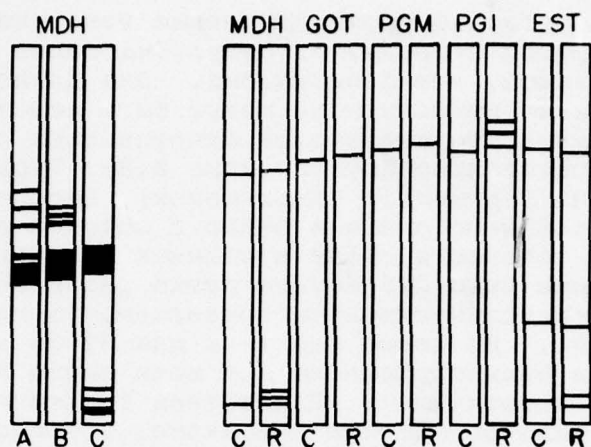


Рис. 1. Типичные образцы подвижности энзимов для видов одного и того же рода. Картины дегидрогеназы соли яблочной кислоты (MDH) составлены из сходных элементов, с поразительно отличными подвижностями у мшанок *Bugula stolonifera* (A), *B. turrita* (B) и *B. simplex* (C). Бракуран крабы *Sesarma cinereum* (C) и *S. reticulatum* (R) значительно различаются в подвижности на локусах дегидрогеназы соли яблочной кислоты (MDH), трансаминазы глютамина щавелевоуксусной (GOT), фосфоглюкамутазы (PGM) изомеразы фосфоглюкозы (PGI) и эстеразы (EST).



Рис. 2. Разрез *Balanus* от Форт Мэйкон до реки Ньюпорт около Бифорта, шт. Северная Каролина. Местоположения приведены в табл. 2.

протяжении разреза, но проявила меньше генетической изменчивости. С другой стороны, *M. beryllina* более изменчива по частотам аллозимов, чем фенетически. Для данного рода генетические различия по белкам не могут быть использованы в качестве надежных предсказателей фенетических различий.

Более поразительно исследование Б.Дж. Турнера (1974) пяти видов рода *Cyprinodon* (рыба-щенок), населяющих главным образом изолированные ручьи и озера с широкой изменчивостью температуры и солености среди пустынных бассейнов восточной Калифорнии. Все виды *Cyprinodon* легко различаются по меристическим и количественным признакам, расположению зубов и поведению. Белковые фенотипы для 31-38 взаимодействующих локусов были определены для всех видов и многие из них оказались идентичными. Показатели генетического сходства для видовой матрицы изменялись в пределах от 0,808 до 0,968. Показатели - это соотношение дивергировавших и близких аллелей, они должны дать величины, очень похожие на величины, полученные показателем Роджерса (Yang, Wheeler, Bock, 1972). Эти межвидовые коэффициенты находятся в середине внутривидового предела, предполагаемого Авайзом (1974), и этот случай показывает, что разрыв ареала, фенетическая дифференциация и видообразование могут произойти без значительной дифференциации по белковым локусам.

Последний пример - это наземная улитка рода *Cerion*, исследованная около поселка Понго Карпэт на Великом Абако в Багамских островах (Gould, Woodruff, Martin, 1974). *Cerion* известен своим исключительным фенетическим разнообразием на островах в Западной Индии. По-видимому, *Cerion* перетерпел, по выражению Гулда и других, "переменное видообразование". Только с Багамских островов было описано более 300 видов (Clench, 1957). Неописанная изолированная популяция улиток около Понго Карпэт была фенетически совершенно отлична от *C. bendalli*, отдаленной более чем на километр. Первоначально полагали, что она заслуживает статуса вида. Но когда ее подвергли сложному многомерному анализу по 19 морфологическим признакам раковины и по электрофоретическому сравнению 18 белковых локусов, то резкой дифференциации не нашли. Морфометрические исследования обнаружили, в основном, клинальный характер изменчивости, а по генетическим данным почти не было доказательства дифференцировки (показатель сходства Нэи, 0,98-0,99). Авторы заключили, что несмотря на фенетические различия, популяция из Понго-Карпэт является только географическим вариантом *C. bendalli*. Упомянутая работа вызывает сомнения в самостоятельности сотен описанных видов этого рода. В этом случае обстоятельства точно противоположны таковым с *Drosophila willistoni*; виды-двойники могут иметь значительные генетические различия, в то время как, наоборот, может существовать большое фенотипическое разнообразие у некоторых видов без генетической дифференциации. Вывод о том, что фенетическая эволюция и



эволюция генов и даже видообразование не всегда тесно связано друг с другом - это большое достижение современной генетики. Все более представляется вероятным, что регуляторные, а не структурные локусы обеспечивают эволюционные преобразования (Wilson, Maxson, Sarich, 1974). Для морских генетиков существенны выводы, что менделирующие и биохимически обнаруживаемые гены, которые представляют собой экспериментальную основу всей литературы по эволюции, включая и настоящий обзор, имеют, возможно, только дополнительное значение в адаптации и эволюции.

#### ГЕНЕТИКА ЛИЧИНОК БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Распространение протеиновой генетики на личинки было бы очень интересным. В таком случае особенные аллели использованы были бы в качестве меток или маркеров популяций. Исследовались бы систематические дрейфы частот аллелей, которые указывают на действие естественного отбора в группах особей, достигающих созревания. Уже упомянуто, что аллозимовые аллели лучше бы служили маркерами популяций, если бы были адаптивно нейтральны. В таком случае различия между популяциями дали бы сведения по степени миграции. Если адаптивные ценности генотипов изменялись бы в связи с географией, естественный отбор мог бы вызвать разрыв непрерывности или клины между популяциями, которые при других обстоятельствах приписывались бы низкому потоку генов.

Работа по американскому угрю *Anguilla rostrata* предполагает, что отбор может значительно изменить частоты аллелей в пределах одного поколения (Williams, Koehn, Mitton, 1973). Этот вид размножается в небольшой океанической области, а лептоцефалические личинки разносятся течением к американскому берегу от севера Южной Америки до Арктики. Затем личинки подвергаются метаморфозу и превращаются в молодых угрей, которые вступают в эстуарии и прибрежные ручьи. Взрослые возвращаются, чтобы объединить свои гаметы в пределах той же самой обозначенной области. Предполагается, что личинки не способны самостоятельно доплыть на специфические прибрежные местообитания. Исследовались пять полиморфных локусов главным образом молодых угрей из популяций от Ньюфаундленда до Флориды. Четыре локуса обнаружили значительные географические различия частоты аллелей, три - широтную клинальную изменчивость, один - изменялся не систематически. Так, самый обычный аллель локуса изомеразы фосфогексозы (PHI) изменялся по частоте около 0,15 на протяжении разреза. Если бы исследователь ничего не знал о жизненном цикле *Anguilla*, он мог бы предполагать, что клин PHI является артефактом обособления путем расстояния или был основан отбором за продолжительный период в ответ на широтные различия среды. Однако, если жизненный цикл угря

правильно понимается, генетическая дифференцировка должно быть результатом отбора в пределах каждого отдельного поколения. Отбор может действовать первоначально скорее на личиночные генотипы в течение длинной миграции к берегу, а не *in situ*, среди молодых угрей и взрослых. Доказательства по этому явлению недостаточны.

Голубая ракушка *Mytilus edulis* оказалась хорошим объектом. Необходимые работы цитируются выше. Доктор Джеффри Левинтон является самым хорошим специалистом по *Mytilus*, и он сообщит в течение настоящего семинара о своих данных, которые относятся к экогенетическим стратегиям видов двусторчатых при различных уровнях гетерогенности среды. Я делаю краткий обзор недавней работы Дж.Ф. Бойера (1974) по изменчивости локуса LAP (Лейцин аминопептидаза), связанной с размерами особей в популяциях *M. edulis* в Кэйп-Коде. Этот вид обнаруживает три аллеля — S, M и F (медленной, средней и быстрой подвижности на гелях) на всем протяжении своего распространения от Новой Шотландии до Северной Каролины. Частоты аллелей значительно изменяются от Лонг-Айленд к северу Кэйп-Кода. Бойер отбирал пробы из больших популяций ракушек, которые по размерам принадлежат к различным классам, из устьев и из промежуточных мест и мест выше по течению двух приливо-отливных ручьев и получил частоты аллелей по LAP локусу. В данном случае не имеется непосредственных данных по частотам аллелей личинок; но можно исследовать частоты малых (по-видимому, молоди, в местах, где неблагоприятные условия среды можно не учитывать) вплоть до больших (старых) взрослых особей той же самой местности. Частоты аллелей недавно поселившихся особей должны отражать родительские частоты аллелей с теми изменениями, которые последовали при отборе личинок, а частоты аллелей старых особей должны отражать селективные приспособления к местности. Так как расселение личинок значительно, то большинство поселенцев будет не местного происхождения и, возможно, что они не будут хорошо генетически отвечать местным условиям. Это увеличивает вероятность обнаружения 1) изменения частот аллелей в зависимости от размеров особей и 2) отклонения от равновесия уравнения Харди-Вайнберга по мере того, как определенные генотипы отдаляются. Частота S оказывается гомогенной для всех популяций ракушек меньших 25 мм. Однако существует увеличение гетерогенности у ракушек больших размеров, и в обоих ручьях обнаружено клинальное уменьшение S выше по течению у больших особей. Обе популяции устьев ручьев обнаруживают увеличение S, и обе популяции выше по течению обнаруживают уменьшение S, связанное с увеличением размера ракушек. Очевидно, что в данном случае действует естественный отбор, но при исследовании одного локуса невозможно определить, отбирается ли один определенный локус или вся сцепленная группа генов. Все пробы популяций и распределения по размеру обнаруживают

значительный недостаток гетерозигот (SM, SF, MF). Это может указывать на инбридинг или может быть обусловлено смешением генетически различных личиночных популяций.

Непосредственное исследование личиночной генетики было проведено на ксантин-крабе, *Rhithropanopeus harrisi* (Gooch, недавно представлено к печати). Этот малый эстуарный краб выметывает личинки в воду. Личинки претерпевают четыре зооэальные стадии и одну мегалоп-стадию и затем, путем метаморфоза, становятся взрослыми. Данный краб имеет очень широкое распространение, от Нью-Брансвика на юг до Мексиканского залива и, может быть, даже до Бразилии. Его популяции отмечены также и в Калифорнии и в Балтийском море (обзор литературы: Costlow, Bookhout, Monroe, 1966). Зооэа, мегалопы и взрослые стадии добывались на трех станциях между Мэнном и Северной Каролиной. Сделан был электрофорез и окрашивание 16-ти белковых систем. Зооэа и мегалопы третьей и четвертой стадии испытывались отдельно обычными методами, но в миниатюре: использовались крахмальные ленты шириной 2 мм и длиной 10 см, и пробы применялись на 1 мм<sup>2</sup> ватманской фильтровальной бумаги #1.

Исследование предпринималось с целью выяснения трех проблем: 1) техническая возможность исследования аллозимов беспозвоночных личинок; 2) различия, если они вообще существуют, по белкам личинок и взрослых особей и 3) возможные различия частот аллелей среди широтно отделенных популяций. При ответе на первый вопрос получилось 6 окрашенных систем, четко различающихся полос в зооэах, 7 систем в мегалопках и 10 у взрослых. На основе этого опыта я полагаю, что можно успешно использовать организмы размером менее 0,5 мм в поперечнике при аллозимовых исследованиях, несколько модифицируя обычную методику. Несомненно, можно снизить этот порог, если будут применены особые микрометоды. Следующие энзимные системы обычно легко окрашиваются даже при взятии маленьких кусочков ткани животных разновидностей phyla: фосфогекоз изомераза, NAD - зависимая дегидрогеназа яблочной кислоты, эстеразы, фосфоглюкомутаза, лейцин-аминопептидаза и пептидаза (которая требует змеиного яда).

Кроме того, полосы были идентичны у личинок и у взрослых *R. harrisi*, за исключением некоторых низко-эссей-систем взрослых, которые не различались в личинках. Эти результаты до некоторой степени неожиданны, так как гены, функционирующие у взрослых, могут быть иными, нежели у личинок. Если эта идентичность в общем справедлива для беспозвоночных, то можно надеяться, что личинки, добытые планктонными сетями, можно будет определять до вида по их полосам.

Кроме полиморфизма в локусе пептидазы в переходной популяции в Чесапикском заливе, все локусы оказались мономорфными для одних и тех же аллелей по всему разрезу. Поскольку не обнаружено почти никакой генетической



дифференцировки, то любой показатель генетического сходства, основанного на 10-ти локусах, оказался бы около 1,00. Интересно было бы узнать, преобладают ли мономорфизм и генетическое единообразие на более обширном распространении *R. harrisii*. До сих пор этого еще не пытались выяснить.

#### ГЕНЕТИЧЕСКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МОРСКИХ ВИДОВ

При нанесении частот аллелей из популяций по разрезу для прибрежных или эстуарных видов - на плоскость, а для наземных или океанических видов - на трехмерную карту, обычно выявляется географическая характеристика вида. Частоты аллелей могут быть регионально относительно гомогенными по районам, могут обнаруживать более или менее последовательные клинальные тенденции или резкую прерывистость. Любой случай может объясняться или естественным отбором или некоторым сочетанием дрейфа и миграции (Lewontin, 1973). Например, клин может представлять собой генетическое соответствие градиенту изменяющихся адаптивных ценностей или может быть диффузией генетически противоположных популяций. Географические характеристики дают только *prima facie* доказательство отбора, если нет очень высокой корреляции между частотами аллелей и определяемыми параметрами окружающей среды или если не доказано, что отбор действует в лабораторном аналоге естественной среды.

Дрейф и инбридинг обеспечивают подразделение популяции. Миграция и поток генов замедляют подразделение. Это справедливо при любом эффекте естественного отбора. Поэтому популяции, которые свободно обмениваются, обычно являются генетически более гомогенными, чем популяции, которые не имеют сильной способности рассеивания. Можно предполагать по настоящим данным, полученным из аллозимовых работ, что хорошие рассеиватели, например виды беспозвоночных с планктотрофическими личинками, генетически менее дифференцируются на больших расстояниях, чем виды без эффективных способов рассеивания (обзор в Gooch, 1974). Работа доктора Шельтема по трансокеанической миграции личинок моллюсков (1971) также говорит об этом.

Примером вида, генетически гомогенного на протяжении длинного прибрежного разреза, может служить "иловая улитка" *Nassarius obsoletus*. Взрослые особи этого вида встречаются в большом количестве на междуприливных отмелях атлантического берега Северной Америки. Имеется планктонная личиночная стадия, продолжающаяся, вероятно, две недели или дольше в зависимости от температуры воды и соответствия субстрата (Scheltema, 1961, 1965). Улитки, добытые в 1969 и 1970 гг., оказались сходными по всему разрезу около 1000 км от Кэйп-Кода, Массачусетс до Бофорта, Северная Каролина (Gooch,

Таблица 1

Частоты аллелей *Nassarius obsoletus* на локусах изоцитрат дегидрогеназы (IDH), лактат дегидрогеназы (LDH), пептидазы (PEP) и специфического протеина (PT). Данные собирались в Вудс-Холе, шт. Массачусетс, в Ассатиге, шт. Мэриленд и в Бофорте, шт. Северная Каролина. Аллели обозначены буквами в порядке возрастающей анодной подвижности их продуктов.

| Локус, аллель<br>и размер пробы |   | Вудс-Хол     | Ассатиг      | Бофорт       |
|---------------------------------|---|--------------|--------------|--------------|
| <u>IDH</u>                      | N | (50)         | (42)         | (80)         |
| <u>a</u>                        |   | 0,760        | 0,762        | 0,894        |
| <u>b</u>                        |   | <u>0,240</u> | <u>0,238</u> | <u>0,106</u> |
| <u>LDH</u>                      |   | (50)         | (47)         | (77)         |
| <u>a</u>                        |   | 0,555        | 0,574        | 0,519        |
| <u>b</u>                        |   | 0,450        | 0,426        | 0,461        |
| <u>c+d</u>                      |   | <u>0,000</u> | <u>0,000</u> | <u>0,020</u> |
| <u>PEP</u>                      |   | (49)         | (44)         | (80)         |
| <u>a</u>                        |   | 0,041        | 0,057        | 0,119        |
| <u>b</u>                        |   | 0,245        | 0,148        | 0,237        |
| <u>c</u>                        |   | 0,398        | 0,557        | 0,388        |
| <u>d</u>                        |   | 0,245        | 0,091        | 0,206        |
| <u>e+f</u>                      |   | <u>0,071</u> | <u>0,147</u> | <u>0,050</u> |
| <u>PT</u>                       |   | (33)         | (47)         | (76)         |
| <u>a</u>                        |   | 0,697        | 0,660        | 0,730        |
| <u>b</u>                        |   | 0,303        | 0,340        | 0,263        |
| <u>c</u>                        |   | <u>0,000</u> | <u>0,000</u> | <u>0,007</u> |

Blake, Knupp, 1972) по частоте аллелей локуса малатдегидрогеназы и неопределенного белкового локуса. Показатель генетического сходства Гедрика во всех сравнениях был в пределах от 0,87 до 0,99 (Snyder, Gooch, 1973). Конечные пункты и одно промежуточное место были повторно обследованы в 1972 г. и были отмечены два новых полиморфных локуса - изоцитрат дегидрогеназы и пептидазы. Частоты аллелей 4-х локусов приведены в табл. 1 (Snyder, Gooch, 1973, и неопубликованные данные). Существует значительная пограничная изменчивость при некоторых межпопуляционных сравнениях, но в основном частоты аллелей дифференцируются незначительно.

Генетическая гомогенность полиморфных локусов может достигаться путем равномерно действующего отбора, который включает некоторое превосходство гетерозигот (так, чтобы ни один аллель не достиг фиксации), или путем миграции. Гипотеза отбора становится менее подходящей по мере того, как среда, окружающая популяции, становится более дифференцированной. В случае *N. obsoletus* улитки на всем протяжении разреза испытывают подобный размах условий окружающей среды с наиболее низкой температурой в течение всех сезонов - на севере. Возможно, что аллели четырех исследованных локусов недостаточно выделяются отбором, чтобы превзойти гомогенизирующий эффект миграции.

Летом 1973 г. мой аспирант Доглас Бэйкер изучал частоты аллелей двух локусов каждого вида циррипедиев - *Balanus amphitrite amphitrite*, *Balanus eburneus* и *Balanus improvisus* от Бофорта Инлэта до верховий эстуария реки Ньюпорт в Северной Каролине. Этот разрез длиной только 18 км, но окружающая среда изменчива: почти нормальная, морская в Бофорте Инлете, с относительно постоянной соленостью и сезонной изменчивостью температуры - до очень неустойчивых эстуариевых условий реки Ньюпорт. В 1956 г., например, соленость в Кросс Рок (пункт 5 на табл. 2) изменялась в пределах от 0,6 до 33,4‰, а температура - от -5°C до 30°C (Wells, 1961). Условия эти сравнимы с теми, которые встречается *Nassarius obsoletus* в своем гораздо более длинном разрезе. По амплитуде кратковременных колебаний разрез реки Ньюпорт значительно превышает амплитуду улитки.

Три вида - *B. amphitrite amphitrite*, *B. eburneus* и *B. improvisus* - адаптировались к наиболее эстуарным условиям в вышеуказанном порядке их перечисления. Их распространение в эстуарии реки Ньюпорт перекрываются: *B. amphitrite amphitrite* доминирует в Бофорте Инлете и только *B. improvisus* встречается в самой реке Ньюпорт (пункт 7). Локусы изомеразы фосфогексозы и малатдегидрогеназы изучались для этих трех видов с целью определения закономерных изменений частот аллелей или различий по степени генетической изменчивости вдоль разреза. Данные приведены в табл. 2. Во-первых, исследования показали, что ни для одного из видов практически не обнаруживается генетической дифференцировки



Таблица 2

частоты аллелей вдоль Бофорта Инлэта - реки Ньюпорт разреза для трех видов *Balanus*. Локусы - изомеры фосфогексозы (PHI) и дегидрогеназы соли яблочной кислоты (MDH). Не имеется данных по PHI для *B. improvisus*. Данные собирались: 1) в Форт Мэйкон, Бофорте Инлэте; 2) в Пиверс Айленд; 3) в Кор Крик; 4) в Интракоустант межбереговом Ватервэй; 5) в Кросс Рок; 6) в Причер Пойнт; 7) в самой реке Ньюпорт.

| Вид, локус, аллель<br>и размер пробы (N) |     | МЕСТО |       |       |       |       |   |   | Река<br>Ньюс |
|--|-----|-------|-------|-------|-------|-------|---|---|--------------|
|  |     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6 | 7 |              |
| <i>B. amphitrite</i>                     |     |       |       |       |       |       |   |   |              |
| N  | PHI | (60)  | (63)  | (50)  | (52)  | (32)  |   |   |              |
|  | a+b | 0,025 | 0,079 | 0,130 | 0,038 | 0,047 |   |   |              |
|  | c   | 0,900 | 0,873 | 0,830 | 0,875 | 0,922 |   |   |              |
|  | d   | 0,075 | 0,048 | 0,040 | 0,087 | 0,031 |   |   |              |
|  | MDH | (46)  | (63)  | (50)  | (52)  | (31)  |   |   |              |
|  | a   | 0     | 0,016 | 0,020 | 0,029 | 0     |   |   |              |
|  | b   | 1,000 | 0,984 | 0,980 | 0,971 | 1,000 |   |   |              |
|  | c   | 0     | 0     | 0     | 0     | 0     |   |   |              |
| <i>B. eburneus</i>                       |     |       |       |       |       |       |   |   |              |
|  | PHI | (78)  | (52)  | (51)  | (54)  | (61)  |   |   |              |
|  | a+b | 0,019 | 0,020 | 0,019 | 0,065 | 0,074 |   |   |              |
|  | c   | 0,930 | 0,913 | 0,912 | 0,889 | 0,910 |   |   |              |
|  | d   | 0,051 | 0,067 | 0,069 | 0,046 | 0,016 |   |   |              |
|  | MDH | (81)  | (50)  | (52)  | (61)  | (58)  |   |   |              |
|  | a   | 0,080 | 0,160 | 0,096 | 0,123 | 0,164 |   |   |              |
|  | b   | 0,908 | 0,840 | 0,904 | 0,860 | 0,836 |   |   |              |
|  | c   | 0,012 | 0     | 0     | 0     | 0,017 |   |   |              |
| <i>B. improvisus</i>                     |     |       |       |       |       |       |   |   |              |
|  | MDH | (58)  | (39)  | (34)  |       |       |   |   |              |
|  | a   | 0,026 | 0     | 0,029 |       |       |   |   |              |
|  | b   | 0,974 | 0,796 | 0,824 |       |       |   |   |              |
|  | c   | 0     | 0,204 | 0,147 |       |       |   |   |              |
|  | d   |       |       |       |       |       |   |   |              |

на всех станциях. Во-вторых, аллели a-d, вероятно, являются гомологичными, так как характеризуются одинаковым расположением полос и подвижностью своих ферментов, имеют очень сходные частоты для всех трех видов. Пропорция аллелей a, b и c MDH у *B. amphitrite amphitrite* в Бофорте Инлэте - 0:1,00:0. Пропорция аллелей a, b и c у *B. eburneus* в реке Ньюпорт с соленостью ниже 1‰ иная - 0:0, 80:0, 20. Иначе говоря, генетическая гомогенность существует не только внутри видов, но до некоторой степени (табл. 2) и между видами на протяжении разреза с дифференцированной средой.

Науплиусы морских желудей очень обильны по всему эстуарию реки Ньюпорт (Austin Williams, личное сообщение). Возможно, что миграция очень значительна и что местные популяции пополняются личинками очень смешанного происхождения. Рассматривая каждый вид отдельно, разумно объяснить это тем, что миграция настолько сильно действует, что перекрывает дифференцирующее действие естественного отбора. Таким образом, можно считать, что эстуарий является малым миром, который соответствует модели острова Райта с очень высоким значением  $m$ . Если это действительно имеет место, тогда результаты по *Balanus* являются более убедительным доказательством предотвращения генетической дифференцировки путем миграции перед лицом градиента среды, чем это имеет место у *Nassarius obsoletus*.

Если сходство частот в порядке подвижностей аллелей этих трех видов не просто необыкновенное совпадение, то это может указывать, что действует естественный отбор. Единственный механизм, который способен поддержать генетическое единообразие через границы видов - это отбор, при котором гомологичные аллели имеют сходную адаптивную ценность, вне зависимости от вида. Козн и Миттон (1972) обнаружили подобный параллелизм частот предполагаемых гомологичных LAP аллелей для *Mytilus edulis* и *Modiolus demissus* на острове Лонг Айленд. По этой интерпретации для морских желудей предполагается, что аллели поддерживаются естественным отбором, но различия в турбидности, pH, температуре и солености не влияют на их адаптивную ценность. Этот вывод основан исключительно на генетико-географических данных и поэтому является скорее предположением, чем заключением. Он указывает те интересные вопросы, которые может выяснить изучение морских беспозвоночных.

Генетическая гомогенность *Nassarius* и *Balanus* в пределах ареала, вероятно, не типична для морских беспозвоночных. Большинство исследователей обнаружило географическую дифференцировку частот аллелей (например, вышеуказанные работы по *Mytilus*, *Littorina*, *Schizoporella* и *Capitella*). Однако в настоящее время в литературе предполагают, что генетическая дивергенция у морских беспозвоночных редко значительна. Типичны исследования мангровых барвинок,

*Littorina angulifera*, на мангровых островах на юге от Флориды (Gaines, 1974). Частоты аллелей локуса эстеразы для 20-ти популяций улиток на этих островах - статистически не-гомогенны (большинство самых обычных аллелей в пределах 0,66-0,87). Лучше всего описать популяции как незначительно генетически подразделенные, без доказательств увеличения подразделения с расстоянием, кроме как при постепенном широтном клине. Однако сами границы географического распространения не представляют доказательств, насколько при их установлении были значительны отбор, дрейф или миграция. Обычно также незначительна и степень генетической гетерогенности с расстоянием. До сих пор в литературе весьма немного примеров сильной генетически-географической дифференцировки, что, возможно, отражает сравнительную гомогенность и большую размерность моря.

#### ВЫВОДЫ

Основные вопросы настоящего доклада можно выразить следующим:

1) Популяционная генетика является теоретической основой морской генетики. Математические модели подразделения популяций и миграций, заимствованные из популяционной генетики, в общем подходят и к морским ситуациям.

2) Основные параметры популяционной генетики, частоты аллелей и генотипов сравнительно легко получают аллозимовыми и электрофорезными исследованиями. Можно отмечать аллозимы даже у таких мелких организмов, как личинки ракообразных. Экологическая генетика активно развивается для нескольких родов беспозвоночных, особенно *Mytilus*.

3) Хорошим способом определения генетических различий являются индексы географического расстояния. Имеющиеся на сегодняшний день данные показывают, что индексы ниже внутри рода, чем внутри вида. Это правило не очень надежное и в определении расстояния не существует простой зависимости между генетическим расстоянием и генетической дифференцировкой.

4) Любая генетическо-географическая картина может основываться на модели взаимодействия между естественным отбором, генетическим дрейфом и миграцией. Некоторые исследования морских беспозвоночных представляют убедительные доказательства влияния условий для естественного отбора. Кажется, что большинство морских беспозвоночных генетически слабо дифференцируются на больших пространствах.



# ЛИТЕРАТУРА

- Awise, J. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.*, 23: 465-481.
- Awise, J. C., and Selander, R. K. 1972. Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution*, 26: 1-19.
- Ayala, F. J., and Powell, J. R. 1972. Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 69: 1094-1096.
- Ayala, F. J., and Tracey, M. L. 1973. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. VIII. Genetic differentiation and reproductive isolation between two subspecies. *J. Heredity*, 64: 120-124.
- Berger, E. M. 1973. Gene-enzyme variation in three sympatric species of *Littorina*. *Biol. Bull.*, 145: 83-90.
- Boyer, J. F. 1974. Clinal and size-dependent variation at the LAP locus in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 147: 535-549.
- Cavalli-Sforza, L. L, and Bodmer, W. F. 1971. *The Genetics of Human Populations*. San Francisco: Freeman Co.
- Clench, W. J. 1957. A catalogue of the Cerionidae (Mollusca-Polmonata). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 116: 121-169.
- Costlow, J. D., Bookhout, C. G., and Monroe, R. J. 1966. Studies on the larval development of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould). I. The effect of salinity and temperature on larval development. *Physiol. Zool.*, 39: 81-100.
- Crow, J. F., and Kimura, M. 1970. *An Introduction to Population Genetic Theory*. New York: Harper and Row.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon Press.
- Gaines, M. S., Caldwell, J., and Vivas, A. M. 1974. Genetic variation in the mangrove periwinkle *Littorina angulifera*. *Mar. Biol.*, 27: 327-332.

- Gardiner, M. S. 1972. *The Biology of Invertebrates*. New York: McGraw-Hill.
- Gooch, J. L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. *Marine Biology* II, Part I, pp. 349-409, ed. by O. Kinne. New York: Wiley-Interscience.
- Gooch, J. L. 1975. Allozyme genetics of life cycle stages of Brachyurans. Submitted for publication.
- Gooch, J. L., Smith, B. S., and Knupp, D. 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biol. Bull.*, 142: 36-48.
- Gooch, J. L., and Schopf, T. J. M. 1970. Population genetics of marine species of the phylum Ectoprocta. *Biol. Bull.*, 138: 138-156.
- Gooch, J. L., and Schopf, T. J. M. 1971. Genetic variation in the marine ectoproct *Schizoporella errata*. *Biol. Bull.*, 141: 235-246.
- Gould, S. J., Woodruff, D. S., and Martin, J. P. 1974. Genetics and morphometrics of *Cerion* at Pongo Carpet: a new systematic approach to this enigmatic land snail. *Syst. Zool.*, 23: 518-535.
- Grassle, J. F. and Grassle, J. P. 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *Jour. Mar. Res.*, 32: 253-284.
- Hedrick, P. W. 1975. Genetic similarity and distance: comments and comparisons. *Evolution*, 29: 362-366.
- Hedrick, P. W. 1971. A new approach to measuring genetic similarity. *Evolution*, 25: 276-280.
- Hetrick, S. W. and Gooch, J. L. 1973. Genetic variation in populations of the freshwater amphipod *Gammarus minus* (Say) in the Central Appalachians. *Natl. Speleol. Soc. Bull.*, 35: 17-18.
- Johnson, M. S. 1975. Comparative geographic variation in *Menidia*. *Evolution*, 28: 607-618.
- Kimura, M., and Weiss, G. H. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 47: 561-576.

- King, M., and Wilson, A. C. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science*, 188: 107-116.
- Koehn, R. K. and Mitton, J. B. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and adaptive strategy at an enzyme locus. *Amer. Nat.*, 106: 47-56.
- Levinton, J. 1973. Genetic variation in a gradient of environmental variability: Marine Bivalva (Mollusca). *Science*, 180: 75-76.
- Lewontin, R. C. 1973. Population genetics. *Ann. Rev. Genetics*, 7: 1-17.
- Milkman, R., and Beaty, L. D. 1970. Large-scale electrophoretic studies of allele variation in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, 139: 430.
- Mitton, J. B., Koehn, R. K., and Prout, T. 1973. Population genetics of marine pelecypods. III. Epistasis between functionally related isoenzymes of *Mytilus edulis*. *Genetics*, 73: 487-496.
- Nei, H. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.*, 106: 283-292.
- Rogers, J. S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII*. Univ. Texas Publ. 7213: 145-153.
- Scheltema, R. S. 1961.. Metamorphosis of the veliger larvae of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda) in response to bottom sediment. *Biol. Bull.*, 120: 92-109.
- Scheltema, R. S. 1965. The relationship of salinity to larval survival and development in *Nassarius obsoletus* (Gastropoda). *Biol. Bull.*, 129: 340-354.
- Scheltema, R. S. 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.*, 140: 284-322.
- Schopf, T. J. M. 1973. Survey of genetic differentiation in a coastal zone invertebrate: the ectoproct *Schizoporella errata*. *Biol. Bull.*, 145: 78-87.
- Snyder, T., and Gooch, J. L. 1973. Genetic differentiation in *Littorina saxatilis* (Gastropoda). *Mar. Biol.*, 22: 177-182.



- Turner, B. J. Genetic divergence of Death Valley pupfish species: biochemical versus morphological evidence. *Evolution*, 28: 281-294.
- Webster, T. P., Selander, R. K., and Yang, S. Y. 1972. Genetic variability and similarity in the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution*, 26: 523-535.
- Wells, H. W. 1961. The fauna of oyster beds, with special reference to the salinity factor. *Ecol. Monog.*, 31: 239-263.
- White, M. J. D. 1973. *Animal Cytology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Williams, G. C., Koehn, R. K., and Mitton, J. B. 1973. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Evolution*, 27: 192-204.
- Wilson, A. C., Maxson, L. R., and Sarich, V. M. 1974. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 71: 2843-2847.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Wright, S. 1940. Breeding structure of population in relation to speciation. *Amer. Nat.*, 232-248.
- Wright, S. 1949. Population structure and evolution. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 93: 471-478.
- Yang, S. Y., Wheeler, L. L., and Bock, I. R. 1972. Isozyme variation and phylogenetic relationships in the *Drosophila bipectinata* species complex. *Studies in Genetics VII*. Univ. Texas Publ. 7213: 213-227.

## МИГРАЦИЯ, ОТБОР И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МИДИЙ

J. S. Levinton

Department of Ecology and Evolution  
State University of New York  
Stony Brook, New York 11794

Взаимоотношение миграции и отбора с генетикой морских беспозвоночных — основная проблема, решение которой ведет к пониманию адаптивного значения способов расселения и возможностей для эволюционного процесса, заложенных в генетической изменчивости в пределах вида. Нами проведены исследования *Mytilus californianus* и в ходе их определены величины географической дифференциации моллюсков из нескольких географических точек. Кроме того, определены характеристика микрогеографической дифференциации в пределах литоральной зоны и динамика смертности в процессе отбора в пределах этой же зоны. В ходе исследования определено с помощью горизонтального электрофореза в крахмальном геле закодированное местоположение двух ферментов (лейцин-аминопептидазу, Е.С. 3.4.1.1. и глюкозы-фосфат-изомеразы, Е.С. 5.3.1.9.).

Были исследованы четыре серии из четырех географических точек: от Санта-Барбары, Калифорния до залива Торч на Аляске ( $10^4$  км); от Кеп-Флаттери, штат Вашингтон до острова Сан-Хуан, Вашингтон ( $10^2$  км); у острова Татуш, Вашингтон (1 км по всей литоральной зоне); и на одном участке ( $10^{-2}$  км — на том же самом уровне литоральной зоны).

Различия между сериями, взятыми у острова Татуш, были такими же, как между сериями, взятыми на протяжении от Санта-Барбары до Аляски. Можно предположить, что в однородных условиях вод у западного побережья Северной Америки слабо проявляется отбор по адаптации к различной температуре, а роль изоляции в связи с большим расстоянием, судя по наблюдаемому уровню генетической дифференциации, незначительна. В тех же широтах, но у Восточного побережья Северной Америки, у голубой мидии *Mytilus edulis* обнаружена значительно более заметная географическая дифференциация, что, по-видимому, связано с наличием резких изменений термических градиентов.

Характер действующих процессов отбора иллюстрируется корреляциями между частотой аллелей и частотой генотипа с высотой над средним уровнем малой воды. Эти отличия, в свою

очередь, коррелируются с размером особей в популяции (более мелкие взрослые особи обитают в верхнем этаже литоральной зоны). Обнаружено, что у моллюсков, у которых исследовался фермент лейцин-аминопептидаза, различные генотипы отличались и в распределении по частоте размера. Таким образом, специфический отбор по размеру приводит к изменениям в частотах генов в популяциях посредством физиологического шока и отбору по размеру хищниками. Исследования откладки яиц в последовательные годы показывают, что частота генов не изменяется и селективно приспособляется к местным условиям, и что смертность при отборе происходит при действии на ферментном уровне, обуславливая отличие недавно осевшей молодежи и взрослых.

Эти исследования предполагают, что отбор поддерживает ферментный полиморфизм, но не определяют механизмов, которыми данные генотипы способствуют оздоровлению вида. Проводимые сейчас исследования в моей лаборатории включают объединение физиологических параметров с генетическими изменениями, при этом применяются классические способы определения смертности и перемещения в другие местообитания. Все исследования теперь проводятся для определения отношения этих опытов к кинетической характеристике данных ферментных фенотипов и удельными уровнями ферментной активности как функции стрессовых условий.



РАЗМНОЖЕНИЕ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ.  
ОБЗОР СОВЕТСКИХ РАБОТ.

V. L. Kasyanov and V. A. Kulikova  
Institute of Marine Biology, Far East Science Center  
Academy of Sciences of the USSR  
Vladivostok, USSR 690022

Нет необходимости говорить о значении двустворчатых моллюсков в донных сообществах и сообществах обрастателей. Как и у других животных определяющую роль в создании структуры сообщества, в распределении и динамике численности этих видов играют процессы размножения, рассматриваемые в большом числе советских публикаций. Исследования, проведенные на моллюсках, дали многое не только для понимания гидробиологических проблем. В этих исследованиях приводится много фактов, чрезвычайно важных для решения или иной постановки общих вопросов гаметогенеза, оплодотворения, эмбрионального и постэмбрионального развития.

Первые русские исследования развития и размножения морских двустворчатых моллюсков появились во второй половине 19 - начале 20 вв. Известный русский эмбриолог Заленский (1874, 1876) описал развитие устрицы, обратив особое внимание на характер гастрюляции и процессы образования зародышевых листков. Им было отмечено раннее обособление зачатка мантии у двустворчатых моллюсков. В работе Борисяка (1905) описано строение раковин и замковой системы у личинок 20 двустворок Черного моря.

Не менее ста работ, касающихся размножения и развития морских двустворчатых моллюсков, опубликовано в последние 40 лет. Около 40 работ посвящено вопросам фенологии и распределения личинок и влияния на них различных факторов среды. Гаметогенез и сроки размножения двустворок рассматриваются более, чем в 20 работах. Более 15 публикаций освещают проблемы оседания и метаморфоза личинок. Относительно мало (менее 10) работ по раннему эмбриогенезу и по нейросекреторной регуляции размножения.

Кроме работ, специально посвященных экологическим аспектам размножения двустворчатых моллюсков, эти вопросы рассматриваются в ряде теоретических и обзорных работ, из

которых следует выделить работы Милейковского (1959-1974), а также работы, акцентирующие внимание на значение температуры среды для успешного размножения и воспроизводства моллюсков (Жирмунский, 1971; Golikov, Scarlato, 1973; Andronikov, 1975; и др.).

В большой серии работ Милейковского, преимущественно обзорного характера, опубликованных на русском и английском языках, рассматриваются различные вопросы экологии размножения морских беспозвоночных, включая двустворчатых моллюсков. В ряде работ Милейковский (1972, 1974) акцентирует внимание на роли личиночного планктона не только в воспроизводстве отдельных видов бентических животных, но и в определении общих закономерностей распределения и расселения океанического бентоса. Им заново рассмотрены типы личиночного развития и закономерности их распространения в океане, описанные ранее Г. Торсоном; в общую схему типов развития добавлен демерсальный (1971). В других работах Милейковский говорит о главенствующей роли температуры в определении сроков нереста морских беспозвоночных (1960, 1970), о сезонной и дневной динамике численности пелагических личинок, отражающей особенности их нереста (1970б), о разносе личинок течениями на большие расстояния (1966), о влиянии загрязнения на личинок (1970а) и о других сторонах жизни личинок морских беспозвоночных. В последней цитированной работе автор обращает внимание на особую опасность загрязнения во время оседания личинок на субстрат.

Жирмунский (1971) обращает внимание на различные механизмы действия высокой, низкой и оптимальной температур, отмечая изменения оптимума условий среды в ходе развития. Голиков и Скарлато (1973) показали, что границы температурного оптимума, обеспечивающего успешное размножение, совпадают с летней температурой воды на северной границе ареала вида и зимней - на южной границе. Андроников (1975) пишет, что теплоустойчивость гамет постоянна в пределах вида. Температура среды служит одним из факторов, ограничивающих распространение вида, когда она выше верхнего предела или ниже нижнего предела температурной устойчивости гамет морских беспозвоночных.

В работах по моллюскам большое внимание, естественно, уделяется промысловым видам (устрица, различные виды мидий и гребешков), а также древо- и камнеточцам. Более 20 работ посвящено мидиям, примерно вдвое меньше устрицам, гребешкам и *Teredo*. Исследованиями охвачены Баренцево, Белое, южные и дальневосточные моря СССР. Более половины всех работ выполнено на Черном и Японском морях.

#### РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЦИКЛЫ

В статьях Дзюба (1971а,б,в, 1974; Грузова, Дзюба, 1973)

описан репродуктивный цикл в женских гонадах гребешка *Pecten yessoensis* и мидии *Crenomytilus grayanus*, дано тщательное цитологическое описание гонад в течение года, сопровождаемое цитохимическими и морфометрическими данными. Автором выделено 7 типов вспомогательных клеток, участвующих в резорбции невыметанных ооцитов и, по-видимому, в питании растущих ооцитов. Питание ооцитов рассматривается в связи с проблемой солитарного и алиментарного типов питания. Привлекают внимание данные о значительной резорбции ооцитов после нереста и в зимнее время. Показано, что нерест у гребешка происходит один раз в первой половине лета, у мидии - дважды - в начале лета и в конце лета - начале осени.

Чухчин (1965) сообщает о возрасте наступления половозрелости, репродуктивном цикле и сроках нереста у *Chamelea gallina* в Черном море. Он отмечает отсутствие периода покоя в гонадах после нереста. Репродуктивный цикл у гребешка *Swiftopecten swifti* подробно описан Кукиным (1976). Автор указывает на сходство клеточного состава гонады у *S. swifti* и *Pecten yessoensis*, приводит сроки нереста у этих видов в заливе Петра Великого, описывает редкий случай гермафродитной железы у *S. swifti*. Кутищев и Дроздов (1974) привели данные о соотношении полов в популяции мидии *Crenomytilus grayanus* описали случаи гермафродитизма, представляющего собой, вероятно, временное переходное состояние от мужской гонады к женской.

Касьянов с соавторами (1974, 1976) определили сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у ряда обычных двустворчатых моллюсков залива Петра Великого. Авторы считают, что относительно синхронный нерест у большинства видов связан с высокой поверхностной температурой воды и обилием пищи для личинок - мелких фитопланктонных форм.

Карпевич (1964) обращает внимание на различный характер размножения у еври- и стенобионтных моллюсков. Для еврибионтных видов характерен длительный период размножения, для стенобионтных - период размножения короче - 2-3 месяца. Этот же автор, анализируя развитие и размножение терединид в Каспийском, Азовском и Аральском морях, выявил адаптации к условиям среды в строении и размерах яйцеклеток и сперматозоидов. Журавлева и Праздников (1965) сообщают об ускорении хода гаметогенеза у мидии *Mytilus edulis* при колебаниях солености от 10‰ до 33‰. Уменьшение солености до 15‰ ускоряет сроки нереста и усиливает фагоцитарные процессы в гонадах.

#### НЕЙРОСЕКРЕТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Анализу нейросекреторных элементов и нейросекреторной регуляции у гребешка и мидий посвящены сообщения Вараксина (1974а,б) и Марченко (1974, 1976а). Вараксиным, в



частности, показано, что у гребешка *Pecten yessoensis* значительное выделение нейросекреторного материала из нейросекреторных клеток происходит за несколько дней до нереста, затем содержание нейросекрета резко уменьшается; у мидии процессы нейросекреции не прекращаются и после нереста. Марченко (1974, 1976а) описал клеточный состав и фазы нейросекреторного цикла в ганглиях мидий *Mytilus edulis* и *Crenomytilus grayanus*, им составлен подробный обзор по морфологии нейросекреторных элементов у моллюсков (1976б).

#### ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, РАННИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ

Васецким (1973) детально описана динамика делений созревания в яйцах гигантской устрицы *Crassostrea gigas*. Продолжительность 1 деления созревания более, чем в 1,5 раза превышает продолжительность 2 деления созревания (следует отметить, что у позвоночных эти различия значительно более выражены). Деления созревания проходят в неоплодотворенных яйцах устрицы до метафазы 2 деления созревания. Дроздов (1974) сообщил об ультраструктуре спермиев мидий *Crenomytilus grayanus*. Описан, в частности, центральный канал, проходящий через ядро и соединяющий акросомную область с районом проксимальной центриоли.

В работах Гинзбург (1974а,б, 1975) говорится об узости оптимального диапазона концентраций спермиев при оплодотворении у двустворчатых моллюсков *Crassostrea gigas*, *Spisula sachalinensis*, *Macra sulcataria*. Максимальный процент дробящихся яиц получали при концентрации спермиев  $10^6$ - $10^7$  спермиев/см<sup>3</sup>. Повышение концентрации спермиев ведет к их меньшей активации, уменьшению скорости движения и агглютинации. Бляхер (1951) связывает формирование полярной лопасти у яиц мидии с ядерными перемещениями.

#### МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК

Описана морфология личинок массовых видов двустворчатых моллюсков Черного (Захваткина, 1959, 1963, 1972), Каспийского (Гальперина, 1969) и отчасти Охотского морей (Куликова, 1975, 1976). Определитель пелагических личинок двустворчатых моллюсков Черного моря (Захваткина, 1959, 1972) составлен для 25 видов (18 семейств). Моллюски Черного моря разделены на три группы в зависимости от характера развития (1) с полным пелагическим развитием (большинство видов), (2) с неполным пелагическим развитием, когда развитие до стадии прямого замка проходит в полости тела моллюска (*Teredo navalis*, *Ostrea taurica*, *Montacuta bidentata*, *Barnea candida*), (3) с прямым развитием путем образования донной кладки (*Loripes lacteus*, *Syndesmya ovata*).

В статье Гальпериной (1969) описываются личинки 5 видов *Bivalvia* из Северного Каспия, выращенные в лаборатории из яиц известных видов. В отличие от большинства исследователей систематики личинок этой группы автор использует как основной определительный признак величину отношения длины раковины к ее высоте и толщине. Куликова (1975, 1976а,б) описывает личинки массовых видов *Bivalvia* в лагуне Буссе залива Анива Охотского моря. Ею впервые описаны морфология и оседание личинок *Musculista senhousia*. Раковым (1974) описана морфология личинки устрицы *Crassostrea gigas* в заливе Посьета Японского моря.

Строение замка у личинок и его онтогенетические изменения рассматриваются в работах Невесской (1960-1962). На массовом материале из донных отложений Черного моря автором прослежен онтогенез замка у представителей более 20 видов двустворчатых моллюсков, при этом подчеркивается отсутствие какой-либо связи между провинкулумом личинки и взрослым замком. Замку взрослых форм предшествуют стадии зубных пластин в отряде *Heterodonta* и связочной площадки у острейд отряда *Dysodonta*.

#### ФЕНОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК В ПЛАНКТОНЕ

В Черном море личинки *Bivalvia* встречаются в планктоне почти круглый год, занимая 3-4 место по количеству экземпляров на 1 м<sup>3</sup> среди других форм планктона. Сезонные колебания общей численности их личинок, в общем, соответствуют ходу изменений температуры воды, в летний период наблюдается наибольшее разнообразие и количество личинок. Круглый год можно встретить личинки *Mytilus galloprovincialis*. В августе имеются личинки всех представителей *Bivalvia* (Киселева, 1965). При нагонных ветрах, направленных к берегу в августе, в прибрежной зоне собирается такое количество этих личинок, что вода приобретает желтоватый оттенок (Долгопольская, 1940). Киселева (1965) пишет о наличии личинок по всей акватории Черного моря, наибольшего разнообразия они достигают в прибрежной части.

Иванов (1963) отмечает, что личинки мидий держатся в верхних слоях воды, опускаясь при сильных волнениях. Кракатица (1969) также заостряет внимание на том, что слой 0-5 см наиболее богат личинками устриц, в особенностями велигерами: их численность в этом слое может достигать 18 тыс. экз/м<sup>3</sup>. На глубине более 45 см их количество резко падает. Бегань (1973) также обращает внимание на высокие концентрации личинок в приповерхностном слое планктона Черного моря, достигающие значений свыше 29 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Прикрепление личинок мидий на стадиях раннего метаморфоза к поверхностной пленке воды с помощью пузырька газа отмечает Воробьев (1938).

На расселение и оседание личинок *Teredo navalis* в

Геленджикской и Рыбачкой бухтах Черного моря большое влияние оказывают ветры северо-восточного направления. Выгоняя богатую личинками поверхностную воду в открытое море, сгонные ветры вызывают подъем в эти бухты глубинной воды, лишенной личинок, уменьшая таким образом количество осевшей молоди в данном районе (Рябчиков 1957).

В Каспийском море (Ходкина, 1969, 1971) личинки моллюсков занимали до 20-х годов незначительное место в планктоне. После вселения *Mytilaster lineatus* его личинки сразу заняли видное место, и высокие биомассы личинок моллюсков, отмечавшиеся в июле-августе в планктоне Среднего и Южного Каспия (Ходкина, 1969), обусловлены, в основном, личинками этого вида. Большая часть двустворок Каспийского моря размножается с мая по октябрь, максимальная численность их личинок приходится на июль-август. В южной части Охотского моря, у берегов Южного Сахалина, по данным Куликовой (1975) личинки двустворок отмечаются в планктоне с июля по октябрь при максимуме в августе, достигая численности 15 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Столь высокое количество личинок является следствием дружного нереста массовых видов моллюсков при прогреве воды до уровня, близкого к годовичному максимуму - 18-22°C. Преобладают в планктоне личинки *Musculista senhousia* и представители семейства *Tellinidae*. С августа по октябрь пелагические личинки *Bivalvia* занимают второе место по численности после копепод, а в июле - после личинок гастропод.

#### ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ЛИЧИНКИ

Кудиновой-Пастернак (1962) на основании экспериментов с моллюском *Teredo navalis* сделан вывод о его евритермности и евригалинности. Однако, крайние значения солености и температуры могут ограничивать распространение и активность терединид. Для взрослых форм нормальной является соленость 8-9‰, для личинок - не ниже 12‰, оптимальная температура для развития личинок - 18-27°C. Сходные данные имеются в работах Никитина и Галаджиева (1934), Зенкевича (1934), Рябчикова (1957). О ходе заселения Азовского моря терединидами в связи с повышением там солености говорится в работе Рябчикова и др. (1963). Ввиду того, что солевой режим в Азовском море довольно неустойчив, а наибольшая соленость лишь немного превышает нижнюю границу значений, благоприятных для развития древоточцев, даже небольшое понижение солености на 1-2‰ приводит в отдельных районах к резкому сокращению количества древоточцев. Поэтому автор полагает, процесс дальнейшего распространения терединид в Азовском море будет развиваться медленно.

Влияние температурного и солевого режима на состояние личиночного планктона в Белом море показано в работе Перцовой и Сахаровой (1967). Сильное опреснение и понижение



температуры в 1966 г., вызванное очень продолжительной и суровой зимой, повлияло на размножение и на личиночное развитие беспозвоночных. Личинки *Bivalvia* были очень немногочисленны, в обычные сроки наблюдалось только массовое появление личинок *Macoma baltica*, в конце лета в планктоне присутствовали лишь личинки семейства *Mytilidae*. Все это, несомненно, отразилось на структуре популяций *Bivalvia* в течение целого ряда последующих лет и привело к падению численности их личинок в планктоне.

Паленичко (1948) на основании сравнения размножения и развития *Mytilus edulis* в Черном и Белом морях, на Атлантическом побережье Северной Америки и побережье Дании было показано, что продолжительность размножения и развития личинок у мидий сокращается в более холодных морях и имеет наименьшую продолжительность в арктических водах. Этот же факт подчеркнут Куликовой и Табунковым (1974) на примере развития приморского гребешка *Pecten yessoensis* в Охотском море (Южный Сахалин). Продолжительность личиночного (пелагического) развития в этом районе короче, чем в южных участках ареала, а средний размер личинки перед прикреплением к субстрату — меньше.

#### ОСЕДАНИЕ И МЕТАМОРФОЗ

Вопросы оседания и метаморфоза рассмотрены достаточно полно для моллюсков семейства *Teredinidae* и *Pholadidae*.

Милютина (1959) уделяет внимание структурной и функциональной подготовке в ходе онтогенеза к бурению дерева у корабельного червя.

В работе Киселевой (1970) дана подробная анатомия личинки камнеточца *Pholas dactylus* на плавающе-ползающей стадии в период метаморфоза, описано поведение личинок. Автором показана высокая избирательность личинок к субстрату — они выбирают щели и трещины в камнях, заполненные илом и детритом. Высокая избирательность к субстрату показана и у *Brachyodontes lineatus* (Киселева, 1966б). Фактором, стимулирующим метаморфоз личинок этого вида, являются растворимые органические вещества, выделяемые водорослями. Бактериально-водорослевая пленка на поверхности твердых субстратов также стимулирует метаморфоз. На необходимость наличия бактериально-водорослевой пленки на коллекторах для успешного оседания личинок гребешка *Pecten yessoensis* указывает Белогрудов (1973, 1974). В природе предпочтение при прикреплении отдается водоросли *Ceramium kondoi* (Белогрудов, 1973).

В работах Петуховой (1963), Горина (1969, 1970), Зевинной (1972) и др. рассматривается фенология оседания личинок в морях СССР.

Таким образом, сейчас советские работы с разной степенью полноты охватывают, практически, все проблемы

размножения морских моллюсков: гаметогенез и репродуктивные циклы (морфологические и экологические аспекты), нейросекреторная регуляция репродуктивных циклов, оплодотворение и ранний эмбриогенез, личиночное развитие, фенология личинок, влияние факторов среды на гаметы и личинки, метаморфоз и оседание личинок, экология этих процессов.

#### БИБЛИОГРАФИЯ\*

- Агарова И. Я. 1974. Гаметогенез и особенности репродуктивного цикла *Macoma baltica* (L) (Tellinacea, Eulamelli-branchia) на песчаной литорали Баренцова моря. Сб. "Биол. разв. мор. орг.", 148-157. Апатиты.
- Бегань Ю. П. 1973. Личинки моллюсков в гипонейстоне и приповерхностном планктоне Тендровского залива.--Мат. всес. симп. по изуч. Черного и Средиземного морей, ч. 3. Севастополь.
- Белогрудов Е. А. 1973. О характере оседания и особенностях роста личинок морского гребешка на различных субстратах. Сб. "Иссл. биол. рыб и промысл. океаногр.", вып. 4, 87-90. Владивосток.
- Белогрудов Е. А. 1974. О некоторых особенностях оседания личинок на коллекторы и роста молоди гребешка *Mizuhopecten yessoensis* Jay и других животных в зал. Посыета (Японское море). Сб. "Биол. морских моллюсков и иглокожих", 7-8. Владивосток.
- Бляхер Л. Я. 1951. Внутриклеточные движения в раннем эмбриональном развитии мидии.--ДАН СССР, 74: 899-901.
- Борисяк А. А. 1905. Pelocyprida черноморского планктона.--Изв. импер. АН, 5: 22.
- Вараксин А. А. 1974. Нейросекреторная активность ЦНС двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* Dunker и *Mizuhopecten yessoensis* Jay на различных стадиях гаметогенеза. Сб. "Мат. I. всес. конф. по нейроэндокринолог.", 28. Л.
- Вараксин А. А., Дзюба С. М., Косенко Л. А., Мотавкин П. А. 1974. Половые циклы двух видов двустворчатых моллюсков и их нейрогуморальная регуляция. Сб. "Биол. морских моллюсков и иглокожих", 23-25. Владивосток.
- Васецкий С. Г. 1973. Динамика делений созревания в яйцах гигантской устрицы *Ostrea gigas*.--Онтогенез, 4,5: 453-460.
- Виноградова З. А. 1950. Материалы по биологии моллюсков Черного моря.--Тр. Карадагской биол. ст., 9.
- Воробьев В. П. 1938. Мидии Черного моря.--Тр. АзЧерНИРО, 2,11.



- Гальперина Г. Е. 1969. Об определении личинок двустворчатых моллюсков Сев. Каспия. Сб. "Тр. молодых ученых ВНИРО". М.
- Гинзбург А. С. 1974а. Оплодотворение яиц двустворчатых моллюсков при разных условиях осеменения.--Онтогенез, 5,4: 341-348.
- Гинзбург А. С. 1974б. Роль концентрации спермиев в процессе соединения гамет у двустворчатых моллюсков. Сб. "Биол. морских моллюсков и иглокожих", 30-32. Владивосток.
- Гинзбург А. С. 1975. Роль концентрации спермиев в процессе соединения гамет у двустворчатых моллюсков.--Биол. моря, 1: 51-57.
- Гойхер Г. Б. 1949. К вопросу о прохождении мелких организмов через мантийную полость и кишечник двустворчатых моллюсков фильтраторов.--ДАН СССР, 17: 5.
- Горин А. Н. 1969. Материалы по обрастанию экспериментальных пластин в портах северо-западной части Японского моря. Сб. "Реф. научных работ ин-та биол. моря", 1: 56-59.
- Горин А. Н. 1970. Динамика оседания основных организмов-обрастателей в районе Изберга Дагестанской АССР. Сб. "Комплексные иссл. природы океана", 1. М., МГУ.
- Грузова М. Н., Дзюба С. М. 1973. Солитарный тип оогенеза на примере пластинчатожабберного моллюска *Mizuhopecten yessoensis*.--Цитология, 15,3: 283-290.
- Дзюба С. М. 1971а. Гистофизиология половой железы приморского гребешка в разные сезоны. Сб. "Научн. сообщ. ин-та биол. моря", 2: 68-71. Владивосток.
- Дзюба С. М. 1971б. Сезонная дифференцировка ооцитов в процессе гаметогенеза у мидии Грайана. Сб. "Биол. мед. иссл. на Дальнем Востоке", под ред. Н. Е. Мишакова, 112-116. Владивосток.
- Дзюба С. М. 1971в. Гаметогенез у некоторых морских двустворчатых моллюсков. Сб. "Моллюски", 51-52. Л., "Наука".
- Дзюба С. М. 1974. Морфологическая характеристика половых желез мидии Грайана в разные сезоны. Сб. "Биол. развития морских организмов", 158-164. Апатиты.

- Долгопольская М. А. 1954. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море.--Тр. Севастоп. биол. ст., 8.
- Дроздов А. Л. 1974. Исследование ультраструктуры спермиев мидии Грайана. Сб. "Биол. морских моллюсков и иглокожих", 38-39. Владивосток.
- Жирмунский А. В. 1971. Исследование адаптаций морских животных как основа для их воспроизводства. Сб. "Научн. сообщ. ин-та биол. моря", 2: 84-87. Владивосток.
- Журавлева Н. Г., Праздников Е. В. 1975. К экологии размножения и развития баренцевоморских мидий *Mytilus edulis*. Сб. "Тез. докл. всев. конф. биология шельфа", 52-53. Владивосток.
- Заленский В. В. 1876. Об образовании зародышевых листков у моллюсков.--Прот. засед. ОЕ Каз. Унив. за 1874-1875, 3-4.
- Захваткина К. А. 1959. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района Черного моря. Сб. "Тр. Севаст. биол. ст., II: 108-152.
- Захваткина К. А. 1972. Личинки двустворчатых моллюсков. Определитель фауны Черного и Азовского морей, 3: 250-270. Киев, "Наукова думка".
- Зевина Г. Б. 1972. Обрастания в морях СССР, 1-214. М., МГУ.
- Зенкевич Л. А. 1934. Исторический очерк и методика биологических и биолого-статистических исследований. Сб. "Тр. НИИ водного транспорта", 87.
- Иванов А. И. 1963. Мидии Черного моря.--Рыбное хозяйство, 115-118.
- Иванов А. И. 1965. Влияние воды различной солености на выживание личинок черноморских устриц.--ДАН СССР, 163, 5: 1256-1258.
- Иванов А. И. 1968. Размножение и рост промысловых моллюсков (мидий и устриц) в Черном море. Сб. "Биол. иссл. Черного моря и его промысл. ресурсы", 115-118. М., "Наука".
- Иванов А. И. 1971. Предварительные результаты работ по культурному выращиванию мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в Керченском заливе и некоторых районах

Черного моря.--Океанология, II,5: 889-899.

Карпевич А. Ф. 1961. Адаптивный характер морфологии сперматозоидов и яиц двустворчатых моллюсков.--Зоол. журн., 40,3: 340-350.

Карпевич А. Ф. 1964. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР. Сб. "Экол. беспозв. южных морей СССР", 3-60. М., "Наука".

Касьянов В. Л., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Хомулло Н. П. 1974. Сроки размножения массовых видов двустворчатых моллюсков Японского моря. Сб. "Биол. морских моллюсков и иглокожих", 66-69. Владивосток.

Касьянов В. Л., Крючкова Г. А., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Яковлев С. Н., Яковлев Ю. М. 1976. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов моллюсков и иглокожих залива Восток. Сб. "Биол. иссл. залива Восток". Владивосток.

Киселева Г. А. 1965. Распределение личинок полихет и моллюсков в планктоне Черного моря. Сб. "Бентос", 38-47. Киев, "Наукова думка".

Киселева Г. А. 1966а. Некоторые вопросы экологии личинок черноморской мидии. Сб. "Распред. бентоса и биол. донных животных в южных морях", 16-20. Киев, "Наукова думка".

Киселева Г. А. 1966б. Факторы, стимулирующие метаморфоз личинок двустворчатого моллюска *Brachyodontes lineatus* (Gmelin).--Зоол. журн., 45,10: 1571-1573.

Киселева Г. А. 1967. Влияние субстрата на оседание и метаморфоз личинок бентосных животных. Сб. "Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря".

Киселева Г. А. 1970. Оседание и метаморфоз личинок моллюска-камнеточца *Pholas dactylus* Linn. Сб. "Экол.-морф. иссл. донных организмов", 102-113. Киев, "Наукова думка".

Киселева Г. А. 1972. Размножение и развитие скальной и иловой мидий в Черном море.--Биология моря, 26. Киев, "Наукова думка".

Кракатица Т. Ф. 1969. О распределении личинок устриц в пелагическом биоценозе Егорлыцкого залива. Сб. "Вопр.



- морск. биол.", 71-72. Киев, "Наукова думка".
- Кудинова-Пастернак Р. К. 1957. Некоторые особенности размножения и развития трех видов семейства Teredinidae. --ДАН СССР, 117,3.
- Кудинова-Пастернак Р. К. 1962а. Влияние на личинок корабельного червя (*Teredo navalis* L.) морской воды пониженной солености и различной температуры. Зоол. журн., 41,1: 49-57.
- Кудинова-Пастернак Р. К. 1962б. Созревание половых продуктов и формирование личинок у *Teredo navalis* L. в условиях пониженной солености. --Научн. докл. высш. школы биол. науки, 2: 28-31.
- Кукин А. Ф. 1976. Репродуктивный цикл у гребешка Свифта. Сб. "Биол. иссл. залива Восток". Владивосток.
- Куликова В. А. 1975. Личиночное развитие *Musculus senhousia* (Mytilidae, Bivalvia). Сб. "Тез. докл. 5 Всес. сов. эмбриологов", 108-109. Л.
- Куликова В. А. 1976а. Морфология, сезонная динамика численности и оседания личинок двустворчатого моллюска *Musculista senhousia* в лагуне Буссе. --Биол. моря.
- Куликова В. А. 1976б. Личинки массовых видов Bivalvia в лагуне Буссе Охотского моря. --Тез. Всес. малакологического сов. Л.
- Куликова В. А., Табунков В. Д. 1974. Экология, размножение, рост и продуктивные свойства популяций гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Disodonta, Pectinidae) в лагуне Буссе (залив Анива). --Зоол. журн., 53,12: 1767-1774.
- Кутищев А. А., Дроздов А. Л. 1974. Гермафродитизм и половая структура популяции *Crenomytilus grayanus* Dunker. --Вест. МГУ, Биол. почвовед., 6: 11-13.
- Максимова Л. П. 1964. Выживание и размножение *Monodacna colorata* (Eichn) V. *tanaisiana* Mil. в воде различной солености. Сб. "Экол. беспозв. южных морей СССР", 61-79. М., "Наука".
- Марченко А. А. 1974. Фазы секреторного цикла нейросекреторных клеток *Mytilus edulis* (Mollusca, Lamellibranchia). Сб. "Мат. 1 Всес. конф. по нейроэндокринол.", 97-98. Л.

- Марченко А. А. 1976а. Морфология нейросекреторных элементов у моллюсков.--Биол. моря.
- Марченко А. А. 1976б. Клеточный состав цереброплевральных ганглиев *Mytilus edulis* и *Crenomytilus grayanus*. Сб. "Научн. сообщ. ин-та биол. моря", 3. Владивосток.
- Матвеева Т. А. 1948. Биология *Mytilus edulis* Восточного Мурмана. Сб. "Тр. Мурм. биол. ст.", 1.
- Милейковский С. А. 1959. Взаимоотношения между пелагическими личинками *Nephtys ciliata* (O. F. Muller), *Macoma baltica* и *Mya arenaria* L. Белого моря.--Зоол. журн., 38,12: 1889-1891.
- Милейковский С. А. 1960. О связи между температурными границами нереста вида и его зоогеографической принадлежностью у морских беспозвоночных.--Зоол. журн., 39,5: 666-669.
- Милейковский С. А. 1966. Дальность разноса пелагических личинок донных беспозвоночных морскими течениями и его расселительная роль на примере Gastropoda и Lamelli-branchia.--Океанология, 6,3: 482-492.
- Милейковский С. А. 1970в. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды. Сб. "Тр. ИОАН", 88: 113-139.
- Милютина Н. А. 1959. Наблюдения над *Teredo navalis* в период его оседания и первоначального внедрения в дерево.--Зоол. журн., 38,4: 520-536.
- Мотавким П. А., Евдокимов В. В., Дзюба С. М. 1971. Происхождение гоноцитов и формирование гонад у мидий Грайна. Сб. "Научн. сообщ. ин-та биол. моря", 2: 162-165. Владивосток.
- Невесская Л. А. 1960. Об онтогенетическом развитии замка у черноморских Veneridae.--Палеонтол. журн., 2: 58-62.
- Невесская Л. А. 1961. Развитие раковины некоторых видов двустворчатых моллюсков в онтогенезе.--Бюлл. Моск. об-ва исп. природы отд. геол., 36,3: 152-153.
- Невесская Л. А. 1962. Об онтогенетическом развитии замка у некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков.--Палеонтол. журн., 2: 49-70.
- Никитин В. Н., Галаджиев М. А. 1934. Планктонные личинки

*Teredo navalis* и их распространение в Черном море. Сб. "Тр. Центр. НИИ водного транспорта", 87.

- Никитин В. Н., Турпаева Е. П. 1953. К вопросу о возможности вселения в Азовское море животных черноморского бентоса.--ДАН СССР, 90,5.
- Паленичко С. Г. 1948. Особенности биологии беломорской мидии.--Зоол. журн., 27,5.
- Перцова Н. М., Сахарова М. И. 1967. Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидрологического режима в 1966 году.--Океанология, 7,6: 1068-1075.
- Петухова Т. А. 1963. Оседание личинок организмов обрастания морских сверлильщиков (Teredinidae) в районе Геленджика и Новороссийска. Сб. "Тр. ИОАН", 70.
- Раков В. А. 1974. Морфология личинки тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunb). Сб. "Иссл. по биол. рыб и промысл. океаногр.", 5: 15-18. Владивосток.
- Русанова М. Н. 1966. Биология и жизненный цикл некоторых двустворчатых моллюсков в условиях Белого моря. Сб. "Тез. Докл. 6 сессия уч. совета по пробл. биол. ресурсов Белого моря", 149-150. Петрозаводск.
- Рябчиков П. И. 1957. Распространение древоточцев в морях СССР. М.
- Рябчиков П. И., Николаева Г. Г. 1963. Оседание личинок сверлищика дерева *Teredo navalis* L. (Mollusca, Teredinidae) и температура воды в Геленджикской бухте Черного моря. Сб. "Тр. ИОАН", 70: 179-185.
- Рябчиков П. И., Солдатова И. Н., Есакова С. Е., Петухова Т. А. 1963. Начало заселения Азовского моря некоторыми видами корабельного червя семейства Teredinidae. Сб. "Тр. ИОАН", 70.
- Свешников В. А., Крючкова Г. А. 1971. Динамика численности пелагических личинок беспозвоночных в бухте Троицы Японского моря. Сб. "Научн. сообщ. ин-та биол. моря", 2: 200-202, Владивосток.
- Солдатова И. Н. 1961. Влияние условий различной солености на двустворчатого моллюска *Teredo navalis* L. Сб. "Тр. ИОАН", 49: 162-179.



- Спасский Н. Н. 1967. Жизненный цикл моллюска *Adacha vitrea* и сезонная динамика его биомассы и количества. Сб. "Тр. Касп. НИИРХ", 23: 91-94.
- Стрелин Г. С. 1940. О физиологическом градиенте, IV: Градиенты и мозаичность при эмбриональном развитии моллюсков.--Арх. анат., гист. и эмбр., 25: 40-67.
- Строганова Н. С. 1963. Особенности сперматогенеза у некоторых двустворчатых моллюсков (*Unio*, *Anodonta*, *Mya*).--Вест. МГУ, сер. биол., 6: 25-34.
- Ходкина И. В. 1969. Сезонная динамика численности личинок некоторых новых для Каспийского моря донных форм в районе Изберга (Средний Каспий) в 1966 году.--Зоол. журн., 48,3: 335-341.
- Ходкина И. В. 1971. Массовое развитие в Каспийском планктоне личинок некоторых вселенцев. Сб. "Компл. иссл. природы океаногр.", 2. М.
- Чухчин В. Д. 1965. Биология размножения *Venus gallina* L. (*Lamellibranchia*) в Черном море. Сб. "Бентос", 15-23. Киев, "Наукова думка".
- Andronikov O. B. 1975. Heat resistance of gametes of marine invertebrates in relation to temperature conditions under which the species exist.--Mar. Biol., 30, 1: 1-12.
- Golikov A. N., Scarlato O. A. 1973. Method for indirectly defining optimum temperature of inhabitancy for marine cold-blooded animals.--Mar. Biol., 20: 1-5.
- Mileikovsky S. A. 1970a. The influence of pollution on the pelagic larvae of bottom invertebrates in marine near-shore and estuarine waters.--Mar. Biol., 6,4: 350-356.
- Mileikovsky S. A. 1970b. Seasonal and daily dynamics in pelagic larvae of marine shelf bottom invertebrates in nearshore of Kandalaksha Bay (White Sea).--Mar. Biol., 5,3: 180-194.
- Mileikovsky S. A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a reevaluation.--Mar. Biol., 10, 3: 193-213.
- Mileikovsky S. A. 1972. The "pelagic larvation" and its role in the biology of the World Ocean, with special

reference to pelagic larvae of marine bottom invertebrates.--Mar. Biol., 16,1: 13-21.

Mileikovsky S. A. 1973. Speed of active movements of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position.--Mar. Biol., 23,1: 11-17.

Mileikovsky S. A. 1974. On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators.--Mar. Biol., 26,4: 303-312.

Zalensky V. V. 1874. Bemerkungen über Haeckel's Gastrea - Theoria.--Arch. Naturg., 40: 137-173.

\*Прилагаемая библиография включает не только цитированную литературу. Она не исчерпывающая, но охватывает значительную часть работ. В библиографию не включены учебные пособия, руководства и справочники, содержащие сведения по размножению и развитию двустворчатых моллюсков.

ЦИКЛИ РАЗМНОЖЕНИЯ  
*Styela Plicata*

Thomas R. Fisher  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

Одиночная асцидия *Styela plicata*, питающаяся взвесью, широко распространена в эстуариях на юго-востоке США. В районе Бофорта, Северная Каролина, где проходит северная граница ее ареала, проводились наблюдения за ходом оседания ее личинок. Личинки оседали обильно весной и осенью и в небольшом количестве летом и зимой. Предшествующие экологические исследования показали, что малое оседание личинок летом не зависит ни от конкуренции, ни от хищничества, а могут обуславливаться чисто физиологическими причинами. Для подтверждения этих гипотез был проведен ряд экспериментов.

Чтобы проверить гипотезу о том, что малое оседание личинок зимой и летом обуславливается малым количеством пищи, в течение года брались пробы взвеси из эстуария реки Ньюпорт близ Бофотра, Северная Каролина. Однако ни количественный, ни качественный состав взвеси не был прямо связан с наблюдаемым оседанием личинок.

Для проверки гипотезы о том, что траты на обмен или физиологическое распределение ресурсов мало приспособлены к экстремальным зимним и летним температурам, были рассчитаны потребности в углероде и азоте для *Styela*. Однако было подсчитано, что для поддержания метаболических процессов требуется только 18% углерода и 37% азота. Более того, рост и размножение были максимальными при летних температурах.

Пересмотрев первоначальные предположения о взаимосвязи хищник-взрослые особи, пришли к выводу, что размножение проводит пспуляцию к нормальному уровню. Можно сделать вывод, что ни обилие пищи, ни траты на обмен не могут служить объяснением периодов малого оседания личинок. Выедание личинок и молодых особей, вероятно, является фактором, влияющим на низкий уровень оседания личинок в летние месяцы.



ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА  
РЕПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС (РАЗМНОЖЕНИЕ)  
У МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Anthony Calabrese and Arlene Crosby Longwell  
National Marine Fisheries Service  
Middle Atlantic Coastal Fisheries Center  
Milford Laboratory  
Milford, Connecticut 06460

Уже давно известно, что тяжелые металлы относятся к числу опасных веществ, загрязняющих морскую среду. За последние годы проведено большое число исследований для выявления воздействия этих металлов на морские организмы. Несмотря на это, о влиянии этих металлов на беспозвоночных, особенно на стадиях эмбрионального и личиночного развития, имеется относительно мало сведений. В настоящем докладе приведены данные о влиянии многих металлов на эмбриональные и личиночные стадии развития морских двустворчатых моллюсков, полученные в Мильфордской лаборатории. Цель опытов заключалась в определении концентрации предельной степени токсичности металлов и мутагенные изменения при развитии эмбрионов американской устрицы *Crassostrea virginica*. При исследовании токсических свойств металлов в опытах использовалась также *Mercenaria mercenaria*. В последующих исследованиях определялась длительность выживания и темп роста личинок американской устрицы при воздействии на них тяжелых металлов.

Для эмбрионов американской устрицы, помимо выявления концентраций предельной степени токсичности 11-ти тяжелых металлов, определены также их концентрации, при которых развивается лишь 50% эмбрионов. Самыми ядовитыми металлами (в скобках указана величина СК<sub>50</sub> - смертельной концентрации) были: ртуть (0.0056 частей на миллион), серебро (0.0058 ч/мил), медь (0.103 ч/мил) и цинк (0.31 ч/мил). К числу менее ядовитых металлов (их СК<sub>50</sub> - смертельная концентрация, соответственно, приведена в скобках) относятся: никель (1.18 ч/мил), свинец (2.45 ч/мил) и кадмий (3.80 ч/мил). Относительно неядовитыми металлами были: мышьяк (7.5 ч/мил) хром (10.3 ч/мил) и марганец (16.0 ч/мил). Алюминий был неядовит при самой высокой из испытанных концентраций, равной 7.5 ч/мил.

Одновременно с получением вышеупомянутых данных было исследовано влияние четырех металлов на цито-генетические особенности оплодотворения, мейоза и деления. Серебро и кадмий уменьшили число митозов еще при полном отсутствии летальных исходов, вызывая при этом также уродства и нарушения в процессах деления. Мышьяк вызывает уродства у зигот самой последней стадии при 100% летальном исходе. Марганец оказывает серьезное прямое воздействие на степень плодовитости зигот, а также вызывает потерю частей хромосом и даже целых хромосом.

Кроме этого, для эмбрионов *Mercenaria mercenaria* была определена степень токсичности пяти металлов. Самыми ядовитыми для них металлами оказались: Ртуть (0.0048 ч/мил) и серебро (0.021 ч/мил). Цинк и никель, будучи не столь токсичными как ртуть и серебро, имели величину смертельной концентрации (СК<sub>50</sub>) соответственно: 0.166 и 0.31 частей на миллион. Наименее токсичным оказался свинец, величина его смертельной концентрации (СК<sub>50</sub>) - 0.78 ч/мил.

Логическим продолжением вышеупомянутых исследований было изучение воздействия ряда тех же металлов на личинок этих же двусторчатых моллюсков. Исследование токсичности проведено на личинках устриц, возраст которых колебался от 2 до 12 дней. Ртуть, серебро и медь оказались наиболее токсичными, тогда как токсичность цинка и никеля была наименьшей.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ МОРСКИХ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Richard R. Vance  
Department of Biology  
University of California  
Los Angeles, California 90024

Наиболее общие типы развития морских донных беспозвоночных можно свести к следующим: 1) планктотрофия, при которой первоначально мелкие личинки в период, предшествующий метаморфозу, длительно питаются и растут в пелагиали; 2) пелагическая лецитотрофия, при которой довольно крупные свободноплавающие личинки существуют полностью за счет запаса желтка вплоть до метаморфоза; 3) бентосное развитие, при котором непитающиеся личинки остаются в бентосе в течение всего личиночного периода. Четвертый, относительно менее обычный тип развития складывается из продолжительного бентосного периода без питания, за которым следует очень краткое пребывание и питание личинок в планктоне. Какой из типов личиночного развития возникает в процессе эволюции, по-видимому, зависит от сочетания двух основных факторов, оказывающих влияние на отбор: тех, которые влияют на воспроизводство и выживание личинок, и тех, которые воздействуют на выживание животных после метаморфоза. В настоящем докладе обсуждаются результаты применения математической модели, при построении которой мы старались определить условия, для которых оптимален тот или иной тип развития личинок.

Можно предположить, что эволюция трех наиболее общих типов развития зависит только от условий среды, в которой обитают личинки. Допустим следующее: 1) продолжительность периодов до начала питания личинок и когда они питаются могут линейно удлиняться и укорачиваться соответственно размерам яйца; 2) развитие питающихся личинок идет быстрее при наличии обилия пищи и 3) смертность в планктоне и бентосе постоянны, но могут и различаться. В связи с этим можно подойти к следующим выводам: а) когда в планктоне достаточно пищи, а смертность низка, должны развиваться планктотрофные личинки с продолжительным периодом питания планктоном; б) когда планктона для питания личинок недостаточно, а смертность в планктоне низка, должны развиваться пелагические лецитотрофные



личинки и в) когда смертность в бентосе ниже таковой в планктоне, должно преобладать бентосное развитие. Необходимо подчеркнуть, что развитие личинок в планктоне может возникнуть в процессе эволюции независимо от того, благоприятно расселение вида с помощью планктонных личинок или нет.

Появление в ходе эволюции личинок с кратким пребыванием в планктоне может происходить в результате отбора на способность расселяться. Допустим следующее: 4) ареал вида состоит из многих отделенных друг от друга и одинаковых по численности популяций, связь между которыми может осуществляться путем миграций планктонных личинок; 5) в каждой популяции, независимо от других, смертность взрослых особей случайна и не зависит от плотности популяции и 6) вероятно того, что у планктонной личинки, появившейся в данной популяции, метаморфоз пройдет здесь же, уменьшается экспоненциально в зависимости от времени пребывания ее в планктоне. При таких обстоятельствах модель показывает, что в процессе эволюции г) может возникнуть длительный период питания личинки в планктоне в таких условиях, когда планктонной пищи не особенно много, а смертность в планктоне не так уж низка; или д) кратковременный период пребывания в планктоне после продолжительного нахождения в бентосе, где личинка не питается, что является компромиссом между действенным воспроизводством молоди путем развития ее в бентосе и максимальной возможностью выживания после метаморфоза за счет расселения.

Пока еще не ясно, что играет главную роль в эволюции типов размножения морских беспозвоночных - воспроизводство личинок и их выживание или расселение и выживание особей после прохождения метаморфоза. Несомненно, что то и другое имеет значение в определенных случаях: отбор по воспроизводству личинок, по-видимому, приводит к возникновению планктотрофных личинок у тех видов, у которых популяции взрослых особей относительно стабильны, а отбор по расселению, по-видимому, приводит к появлению личинок с очень кратким периодом пребывания в планктоне.

## СТАНОВЛЕНИЕ И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ОБРАСТАТЕЛЕЙ

John P. Sutherland  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

### Введение

Принятая модель организации морского бентического сообщества заставляет постулировать, что существуют конкурентные иерархии, в которых при отсутствии возмущений один вид или несколько видов "выигрывают" (Connell, 1970, 1972, 1975; Dayton, 1971, 1975; Dayton, *et al.*, 1974; Fishelson, 1973; Menge and Sutherland, 1975; Paine, 1966, 1971, 1974; Paine and Vadas, 1969; Porter, 1972, 1974; Woodin, 1974). Обычно организмы конкурируют за пространство (Connell, 1972) или за пространство и свет (Dayton, 1975). Предпочтительное выедание преобладающих конкурентов (Paine, 1966) или некоторое общее физическое возмущение (Fishelson, 1973) часто нарушают этот процесс. Указанные факторы обычно приводят к сосуществованию большего числа видов, так как преобладающему конкуренту не дают возможности "выиграть". Однако хищничество и физические возмущения могут быть так сильны, что они прямо уменьшают разнообразие видов (Dayton, 1971; Paine and Vadas, 1969).

Несмотря на убедительную применимость этой модели к различным морским системам, по-видимому, существует одно морское сообщество, которое не имеет конкурентно-доминирующего вида. Это сообщество - сообщество сидячих организмов, связанных с обрастанием искусственных сооружений или других твердых субстратов в сублиторали (ОИВГ - Океанографический институт в Вудс-Холе, 1952). Чаще всего оно состоит из сложной смеси гидроидов, мшанок, губок и оболочников. При отсутствии (очевидных) хищников и физических возмущений умеренные и субтропические сообщества обрастателей все же испытывают постоянные и коренные изменения в составе видов (Boyd, 1972; Cory, 1967; Fager, 1971; Naderlie, 1968; Karlson, 1975; Kawahara, 1962; McDougall, 1943; Millard, 1952; Ralph and Hurley, 1952; Smith, 1950; Sutherland, 1974, 1975; Sutherland and Karlson, 1973, работа, которая сейчас осуществляется; Wells, *et al.*, 1964a). По-видимому, за редким исключением, ни один вид не

способен завладеть пространством на продолжительные сроки, т.е. на много лет.

Вероятно, конкурентно-доминирующим был бы вид с "идеальной" возможностью для использования пространства. Он имел бы следующие свойства: постоянно высокую скорость пополнения, способность захватывать и использовать ранее занятый другими видами субстрат и жить в течение многих лет. Под последним подразумеваем не только долголетие, но и способность препятствовать последующим вселениям и обрастанию животных. Предполагаем, что организмы, не достигая такого "идеала", обеспечивают себе конкурентное доминирование тем, что обладают любыми двумя из трех "идеальных" свойств. При высокой скорости пополнения вместе со способностью захватывать занятый субстрат, долговечность не является необходимой. В таком случае конкурентно-доминирующий вид должен был бы иметь быструю смену поколений. Долгоживущий организм с высокой скоростью пополнения мог бы занимать все доступное пространство, даже если бы его личинки плохо захватывали занятое пространство. Высокая скорость пополнения увеличивала бы вероятность успешного заселения, а после поселения взрослый организм был бы "постоянным". Наконец, долгоживущий организм, даже при низкой скорости пополнения, мог бы преобладать в сообществе, если его личинки очень успешно захватывали бы уже занятый субстрат.

В этом докладе я пытаюсь показать, какая из стадий жизненного цикла "ответственна" за отсутствие конкурентно-доминирующего вида в данном сообществе. Для этого использованы данные по скорости пополнения, по способности захватывать занятый субстрат и по продолжительности жизни. Я не буду подробно рассматривать литературу по этому вопросу, но полагаю, что эти данные вообще характерны для умеренных и субтропических сообществ обрастателей.

Пополнение. Я выбрал четыре исследовательские работы, для которых собирались данные о пополнении в течение не менее двух лет, чтобы показать, что является характерной чертой изменчивости в личиночном пополнении. Две из этих работ проводились на западном берегу Северной Америки в Бодега Бей, штат Калифорния (Boyd, 1972) и в Ла Холья, штат Калифорния (Coe and Allen, 1937); остальные две работы проводились на восточном берегу в Бофотре, штат Северная Каролина (Sutherland and Karlson, работа, которая сейчас осуществляется) и в Бискэйн Бей, Флорида (Weiss, 1948a). Данные были взяты из диаграмм (Coe and Allen, 1937; Weiss, 1948a) или таблиц (Boyd, 1972; Sutherland and Karlson, работа, которая сейчас осуществляется), и был рассчитан коэффициент вариации (Sokal and Rohlf, 1969) пополнения для каждого вида или каждой группы видов в продолжение периода наблюдений (таблица 1).

Изменчивость скорости пополнения была очень высокой в



каждой работе, обычно больше чем 100% (таблица 1), что отражает, кроме сезонных изменений пополнения (часто проходят месяцы без значительного пополнения данного вида), также многолетние изменения в течение сравнимых сроков. Несмотря на большую изменчивость температуры, нет убедительного доказательства того, что изменчивость пополнения выше на восточном берегу. Температура в Бофорте колебалась в пределах 25° (Sutherland and Karlson, 1973), в то время как в Бodega Бей только 5° (Sutherland, 1970). Четкая корреляция с широтой места отсутствует.

Независимо от причины изменчивости, невозможно предсказать, какие личинки будут в планктоне в данное время. Это порождается изменчивостью начального развития сообщества на только что погруженном в воду субстрате (Sutherland and Karlson, 1973 и работа, которая сейчас осуществляется; Boyd, 1972) и имеет значение для последующего обсуждения.

Пополнения на ранее занятом субстрате. Если не считать некоторых анекдотических упоминаний о влиянии взрослых особей на личиночное пополнение (Weiss, 1948b), Бойд (1972) впервые предпринял точный анализ этого процесса. Его экспериментальный план включает долгосрочный, не вносящий нарушений учет видового состава на субстратах, погруженных на последовательные сроки. В результате ему удалось сравнить личиночное пополнение на субстратах, погруженных на различные сроки с различной плотностью взрослых особей, в течение четырехнедельного периода. Во всех случаях, кроме одного, пополнение было наибольшим на самых "молодых" пластинках, погруженных на четыре-восемь недель. Некоторые из его результатов представлены в табл. 2. Бойд (1972) сделал вывод, что большинство видов, в основном, "предпочтительно поселялось на чистых субстратах". Единственное исключение - *Botrylloides* sp., вид, который спорадически встречался в течение всего срока наблюдений и поселялся одинаково на занятых и на незанятых субстратах.

Результаты Бойда ясно показывают, что уже поселившиеся взрослые особи препятствуют последующему оседанию личинок, хотя обычно они полностью не "останавливают" пополнения. Однако он не сообщил, какие именно виды взрослых препятствовали пополнению, и способны ли различные виды дифференциально препятствовать последующему пополнению. Я наблюдал таким же образом субстраты, погруженные на последовательные сроки, в Бофорте, штата Северная Каролина (Sutherland and Karlson, 1973 и работа, которая сейчас осуществляется). Так как в моих исследованиях снимались данные только по проценту покрытия, необходимо было подождать, пока данный вид (=1) станет достаточно обильным, чтобы обнаружить его присутствие. Произвольно было решено, что в этом случае пригоден девятидневный период. В

Таблица 1

Коэффициент изменчивости скорости пополнения на искусственном субстрате погруженном на краткие сроки. Данные из Бодега Бэй (Boyd, 1972), из Ла Хоя (Coe, Allen, 1973), из Бофорта (Sutherland, Karlson, работа, которая сейчас осуществляется) и из Бискэйн Бэй (Weiss, 1948a).

|  |                                | февраль 1969-<br>февраля 1971 |   |                           | апрель 1971-<br>декабря 1974 |
|--|--------------------------------|-------------------------------|---|---------------------------|------------------------------|
| Бодега Бэй, Калифорния<br>#/100 см <sup>2</sup> через 4 недели | <i>Obelia</i> spp.             | 101                           | Бофорт, Северная Каролина<br>#/м <sup>2</sup> /суток в течение 3 недели       | <i>Tubularia</i>          | 223                          |
|  | <i>Balanus crenatus</i>        | 145                           |   | <i>Pennaria</i>           | 266                          |
|  | <i>Bowerbankia gracilis</i>    | 163                           |   | <i>Schizoporella</i>      | 168                          |
|  | <i>Schizoporella unicornis</i> | 100                           |   | <i>Bugula</i>             | 197                          |
|  | <i>Cryptosula pallasiana</i>   | 73                            |   | <i>Styela</i>             | 212                          |
|  | <i>Bugula californica</i>      | 209                           |   | <i>Ascidia</i>            | 161                          |
|  | <i>Bugula neretina</i>         | 332                           |   | <i>Botryllus</i>          | 361                          |
|  | <i>Alcyonidium polyomm</i>     | 197                           |   | <i>Haliclona</i>          | 319                          |
|  | <i>Ascidia ceratoides</i>      | 277                           |   | <i>Halichondria</i>       | 362                          |
|  | <i>Botrylloides</i> sp.        | 136                           |   | <i>Balanus</i>            | 150                          |
|  | <i>Botryllus</i> sp.           | 336                           |   | <i>Ostrea</i>             | 203                          |
|  |                                | декабрь 1932-<br>октября 1935 |   |                           | сентябрь 1942-<br>мая 1946   |
| Ла Хоя, Калифорния<br>относительный объем<br>через 8 недель    | Эктокарпус                     | 78                            | Бискэйн Бэй, Флорида<br># или % покрова/500<br>см <sup>2</sup> после 1 месяца | Гидроиды                  |                              |
|  | Герпсифония                    | 226                           |   | (% покрова)               | 281                          |
|  | Диатомовые                     | 81                            |   | Оболочники                |                              |
|  | Гидроиды                       | 126                           |   | (% покрова)               | 100                          |
|  | Морские желуди                 | 173                           |   | Аномия                    | 301                          |
|  | Устрицы                        | 196                           |   | Кольчатые черви           | 174                          |
|  | Бриозои                        | 149                           |   | Бугула                    | 154                          |
|  | Серпюлиды                      | 302                           |   | Инкрустирующие<br>бриозои | 144                          |
|  | Амфиподы                       | 173                           |   | Морские желуди            | 88                           |

Таблица 2

Влияние предыдущих жителей на личиночное пополнение. Величины в таблице среднее # особей/100 см<sup>2</sup> через 4 недели (число=5). Сравнения сделались ANOVA-ом (Sokal Rohlf, 1969). По Бойду (1972).

|                                | Время<br>Анализа | 4  | Недели Выставления |     |    | Фс | Уровень<br>Значения |
|--------------------------------|------------------|----|--------------------|-----|----|----|---------------------|
|                                |                  |    | 8                  | 12  | 16 |    |                     |
| <i>Balanus crenatus</i>        | сентябрь         | 69 | 146                | 288 | 26 | 2  | 28,7 ,001           |
| <i>Obelia</i> spp.             | декабрь          | 69 | 46                 | 3   | 3  | 8  | 12,1 ,001           |
| <i>Ascidia ceratodes</i>       | июль             | 69 | 20                 | 164 | 23 | 23 | 11,8 ,001           |
| <i>Bugula californica</i>      | ноябрь           | 69 | 387                | 36  | 10 | 80 | 20,1 ,001           |
| <i>Cryptosula pallasiana</i>   | июль             | 69 | 39                 | 43  | 0  | 0  | 8,8 ,001            |
| <i>Botrylloides</i> sp.        | сентябрь         | 69 | 39                 | 28  | 20 | 20 | 2,3 незначительный  |
| <i>Schizoporella unicornis</i> | июнь             | 69 | 24                 | 30  | 28 | 4  | 5,3 ,001            |



конце этого срока процент покрытия видом 1 сравнивался с процентом покрытия тем же видом, но на ранее покруженной пластинке, которая монополизировалась (80% покрова) видом 2 в течение 90-дневного периода. Предполагается, что различия в проценте покрытия субстрата видом 1 являются результатом того, что вид 2 препятствовал его пополнению или росту.

Таблица 3 дает представление, хотя и безусловно неполное, о тех случаях, которым удовлетворяют упомянутые выше условия, но, очевидно, что уже осевшие организмы сильно препятствуют пополнению и (или) последующему росту только что осевшего пополнения. Интересно, что многие из этих отношений взаимосвязаны. Например, *Schizoporella* препятствовала пополнению и (или) росту нескольких видов, но сама не могла захватывать субстраты, занятые теми же самими видами. Эти взаимоотношения показывают, что порядок захвата имеет значительное влияние на последующее образование сообщества (см. Sutherland, 1974).

По другим наблюдениям в Бофорте (Sutherland and Karlson, 1973 и работа, которая сейчас осуществляется), можно предположить, что одни виды более способны препятствовать последующему личиночному пополнению, чем другие. Например, инкрустирующий гидроид *Hydractinia echinata* занимал одну пластинку три с половиной года, существенно сопротивляясь всему личиночному пополнению в это время. С другой стороны, устрицы и морские желуды (если они не образуют очень плотных поселений) обычно обрастают новыми особями в течение нескольких месяцев.

Кроме того, личинки некоторых видов, по сравнению с другими, более способны заселять субстрат. Например, *Styela plicata* обычно заселяла смешанные ассоциации с 1972 г. до 1974 г., а в декабре 1974 г. *Botryllus* захватил многие из ранее занятых ею пластинок (Sutherland and Karlson, работа, которая сейчас осуществляется). Губки *Halictolona* и *Halichondria* также хорошо заселяют занятый субстрат в Бофорте (указанная выше работа). Наконец, как уже было показано, *Botrylloides* sp. способен захватывать уже сложившиеся ассоциации в Бodega Бей (таблица 2).

За исключением нескольких видов, таких как *Hydractinia* в Бофотре или сцифистомы *Aurelia* в Бodega Бей (таблица 4) ни одна ассоциация не была вполне защищена от оседания личинок. В Бофотре *Schizoporella unicornis* — один из самых сильно сопротивляющихся последующему личиночному пополнению видов (Sutherland, 1975). Тем не менее, и другие виды медленно добовляются к монопольным поселениям *Schizoporella*. Например, три пластинки, погруженные в Бофорте в августе 1971 г., были монополизированы *Schizoporella*, но со временем разнообразие постепенно увеличивалось (рис. 1). Таким образом, очевидно, что образовавшаяся ассоциация препятствует последующему личиночному пополнению и что многие из этих противодействий взаимны. Кроме того,

Таблица 3

Влияние проживающего вида (слево) или на пополнение или на рост или на оба свойства вместе новых членов (верхняя строка). Для каждого парного сравнения, верхние числа оценки процента покрова для нового члена через 90 дней на пластинках, которые преобладают (>80% покрова) проживающими в данный срок. Нижние числа оценки процента покрова для нового члена в только что погруженных пластинках через тот же самый 90-дневный срок.

|                      | <i>Tubularia</i>        | <i>Pennaria</i>              | Новый член                       |                       | <i>Ascidia</i>                 | <i>Balanus</i>        |
|----------------------|-------------------------|------------------------------|----------------------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------------|
|                      |                         |                              | <i>Bugula</i>                    | <i>Schizoporella</i>  |                                |                       |
| <i>Hydractinia</i>   | 0<br>8, 21, 21, 23      | 0<br>26, 29, 25, 41          | 0<br>29, 53, 48, 68              | 0<br>69, 52, 55, 65   | 0<br>39, 47, 17, 21            | 0<br>67, 65, 57, 60*  |
| <i>Schizoporella</i> | 20, 5, 13<br>39, 55, 38 | 0, 0, 0, 1<br>26, 29, 25, 41 | 12, 14, 23, 13<br>29, 53, 48, 68 |                       | 11, 14, 0, 9<br>48, 23, 28, 24 | 0, 0, 0<br>40, 31, 44 |
| <i>Styela</i>        |                         | 3, 3, 12<br>60, 63, 86       |                                  | 0, 0, 0<br>37, 47, 44 | 1, 2, 0<br>50, 78, 89          | 0, 0, 0<br>82, 65, 83 |
| <i>Ascidia</i>       |                         |                              |                                  | 4, 2, 5<br>34, 47, 44 |                                | 1, 0, 0<br>82, 65, 83 |
| <i>Balanus</i>       | 10, 1, 1<br>39, 55, 38  |                              |                                  | 1, 3, 4<br>34, 47, 44 |                                |                       |

\*=через один месяц

Таблица 4

## Долговечность.

Данные Бойда из Бodega Бэй (1972, таблица 13). Продолжительность жизненного цикла = долговечность особи. Бофортские данные из долгосрочных неразрушающих переписей искусственных субстратов (Sutherland, Karlson, работа, которая сейчас осуществляется). Время проживания может быть больше чем отдельные периоды жизни, если происходит замещение.

| Бodega Бэй, Калифорния                              |                | Бофорт, Северная Каролина                       |                |
|---|----------------|---|----------------|
| Продолжительность<br>жизненного цикла (годы)        |                | Максимальное среднее время<br>резиденции (годы) |                |
| <i>Obelia</i> spp.                                  | 0,2            | <i>Halichondria</i>                             | 0,7            |
| <i>Balanus crenatus</i>                             | 0,8            | <i>Haliclona</i>                                | 0,8            |
| <i>Bugula californica</i>                           | 0,5 - 0,7      | <i>Hydractinia</i>                              | неопределенное |
| <i>Bowerbankia gracilis</i>                         | 0,3 - 0,4      | <i>Pennaria</i>                                 | 0,6            |
| <i>Schizoporella unicornis</i>                      | 0,3 - 0,5      | <i>Tubularia</i>                                | 0,7            |
| <i>Cryptosula pallasiana</i>                        | 0,3 - 0,5      | <i>Bugula</i>                                   | 0,8            |
| <i>Ascidia ceratodes</i>                            | 0,5 - 0,7      | <i>Schizoporella</i>                            | 2,5            |
| <i>Botrylloides</i> sp.                             | 0,2 - 0,3      | <i>Ascidia</i>                                  | 0,4            |
| <i>Aurelia labiata</i><br>( <i>Schizophistoma</i> ) | неопределенное | <i>Styela</i>                                   | 1,2            |
|   |                | <i>Botryllus</i>                                | 0,4            |
|   |                | <i>Ostrea</i>                                   | 0,8            |
|   |                | <i>Balanus</i>                                  | 1,0            |



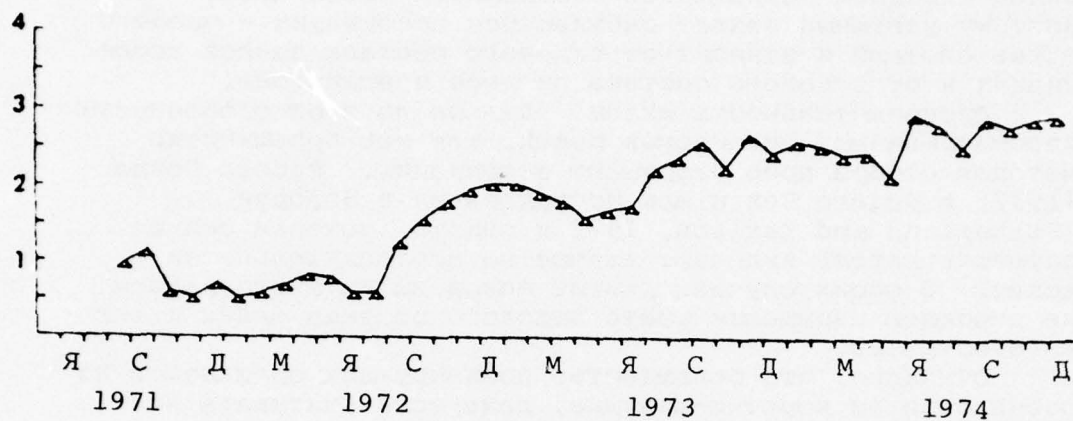


Рис. 1. Показатель Бриллюина разнообразия, рассчитанный для среднего видового состава трех пластинок, погруженных в августе 1971 г., и первоначально доминированных *Schizoporella*.

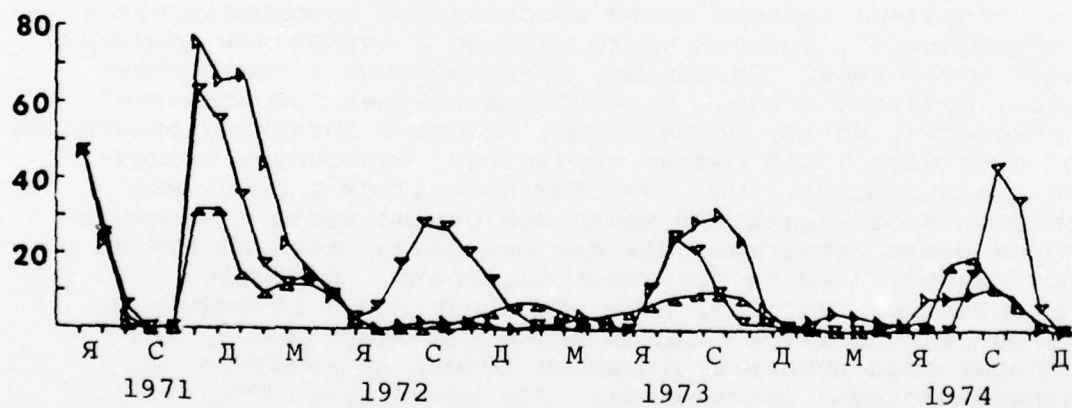


Рис. 2. Процент незанятого пространства на трех ненаруженных пластинках, погруженных в мае 1971 г.  $\Delta$  = пластинка 1  
 $\nabla$  = пластинка 2;  $\triangleright$  = пластинка 3.

взрослые особи различных видов способны дифференциально сопротивляться личиночному пополнению, а личинки тех же видов способны захватывать сложившиеся ассоциации. Поэтому успешный захват сложившейся ассоциации - процесс очень сложный и зависит от видового состава данной ассоциации и от видового состава личинок в планктоне.

Продолжительность жизни. Данные по этой особенности рассматриваемых организмов редки, так как большинство методов отбора проб разрушают ассоциации. Работа Бойда (1972) в Бодего Бей и мои исследования в Бофорте (Sutherland and Karlson, 1973 и работа, которая сейчас осуществляется) включают данные по продолжительности жизни. В обоих случаях данные основаны на многократном не вносящем нарушения учете видового состава одних и тех же субстратов.

Очевидно, что большинство доминирующих организмов на обоих берегах коротко-живущие, даже если учитывать возможность переоценки долговечности продолжительности жизни в Бофорте (таблица 4). Часто встречаются сроки жизни от четырех до восьми месяцев. Однако в каждой области, по-видимому, существует один вид, который способен упорно продолжать жить неопределенно долгое время. Под этим упоминанием подразумевается не только долговечность, но и способность препятствовать последующему личиночному пополнению.

Короткие периоды жизни обеспечивают самопроизвольное "сбрасывание", которое часто связано с отмиранием доминирующих организмов. Организмы, прикрепленные к отмирающему виду, исчезают с ним. В некоторых случаях "сбрасывание" происходит, когда, по-видимому, здоровые организмы отделяются от субстрата. Это обычно случается с одиночными оболочниками в Бофорте. Они способны поселяться в смешанных видовых ассоциациях. В начальной стадии место их прикрепления часто ненадежно, так как оно расположено на других организмах, а не на первичном субстрате. Но место прикрепления пригодно, пока оболочник мал. Со временем, когда он становится слишком велик для этого места, он сбрасывается приливно-отливными течениями вместе с первоначальными обитателями. Это может произойти одновременно со многими особями и может иметь катастрофические последствия, оставляя много свободного пространства.

Независимо от их причины, "сбрасывания" в Бофорте обычно происходят осенью и способны обеспечить 20-60% свободного субстрата (рис. 2). Подобные явления наблюдались в сообществах обрастателей в Калифорнии (Boyd, 1972; Naderlie, 1968; Fager, 1971), в Японии (Kawahara, 1962), в Новой Зеландии (Ralph and Hurley, 1952) и в Южной Африке (Millard, 1952).

## Обсуждение

В ответ на вопрос, которая же стадия жизненного цикла "ответственна" за отсутствие конкурентно-преобладающего вида в данном сообществе, мы можем сказать, что для большинства видов - "все три стадии". Для большинства видов, обсуждаемых в докладе, характерны следующие свойства: крайне изменчивое пополнение, трудность заселения ранее занятого субстрата и короткий период жизни. Самые долгоживущие организмы, например, *Hydractinia* в Бофорте и сцифистомы *Aurelia* в Бодега Бей (таблица 4), "почти никогда" не размножались. В Бофорте мы отметили только пять или шесть колоний *Hydractinia* в течение четырехлетних наблюдений за сотнями пластинок. Такой же низкий уровень пополнения характерен для сцифистом *Aurelia* в Бодега Бей (Boyd, 1972). Кроме того, эти виды, по-видимому, не способны заселять занятый субстрат; все, кроме одной, колонии *Hydractinia*, наблюдавшихся в Бофорте, находились на других животных и исчезли вместе с первоначальными обитателями. В Бофорте *Schizoporella* имеют высокую, но изменчивую скорость пополнения и ее колонии продолжают существовать довольно долго (таблица 4), но *Schizoporella* так слабо заселяет занятый субстрат, что она постепенно исчезает из ненарушенных сообществ (Sutherland, 1975). *Styela* - единственный вид в Бофорте, который имеет умеренно продолжительную жизнь (таблица 1) и может захватывать занятый субстрат. Однако, когда эти одиночные оболочники достигают столь значительной плотности, что вытесняют других членов сообщества, анастомозирующий покров у оболочников становится неустойчивым и "сбрасывается" (Sutherland and Karlson, 1972; Sutherland, 1974). Самые долгоживущие особи - одиночные.

Существуют периоды, когда при отсутствии нарушения один или несколько "успешных захватчиков" (например, одиночные и колониальные оболочники и губки) доминируют, занимая больше 50% пространства (Boyd, 1972; Karlson, 1975; Sutherland and Karlson, 1973, и работа, которая сейчас осуществляется). Однако это доминирование не длительно, так как эти организмы или короткоживущие, или скорости их пополнения слишком низки. В общем, я пришел к выводу, что конкурентно-доминирующих видов нет в умеренных и субтропических сообществах обрастателей. Отсутствие таких доминирующих видов представляет собой основное отличие этих сообществ от других известных бентических морских сообществ (Dayton, 1971, 1975).

Ряд видов может до некоторой степени обеспечивать стабильность сообщества, продолжая существовать значительное время и противодействуя поселению личинок (я назвал эти поселения длительно устойчивыми точками (Sutherland, 1974)),



но число видов в результате личиночного пополнения возрастает в течение нескольких лет. (рис. 1). Кроме того, короткая продолжительность жизни способствует более или менее ежегодному катастрофическому "сбрасыванию", которое приводит к появлению значительного свободного пространства (рис. 2). Мы уже доказали, что свободное пространство - предпочтительное место для последующего личиночного пополнения (таблица 2). В самом деле, последовательные наблюдения субстрата в Бофорте показывают, что свободное пространство, образуемое сбрасыванием, обычно колонизируется новыми членами, а не заполняется в результате расширения проживающих колоний (95% случаев, число = 42). Кроме того, мы отметили, что изменчивость личиночного пополнения высока. Поэтому невозможно предсказать, какие личинки поселятся в существующей уже ассоциации, а какие осядут на свободном пространстве, которое оказалось доступным вследствие катастрофического "сбрасывания". Однако, как было отмечено, в Бофорте на таком свободном пространстве поселяется другой вид (82% случаев, число = 39). Последующее освоение свободного пространства зависит от способности нового поселившегося вида сопротивляться пополнению и от видового состава новых личинок. Таким образом, различные способы пополнения, дифференциальная способность захватывать занятый субстрат и короткие периоды жизни совместно влияют на образование сообщества, в котором нет "обыкновенного" устойчивого климакса (например, Odum, 1969). Скорее всего, смена состава присуща сообществам обростателей во всем мире, в Северной Каролине (Karlson, 1975; McDougall, 1943; Sutherland, 1974, 1975; Sutherland and Karlson, 1973, работа, которая сейчас осуществляется), во Флориде (Smith, *et al.*, 1950), в Калифорнии (Boyd, 1972; Haderlie, 1968; Fager, 1971), в Японии (Kawahara, 1962), Новой Зеландии (Ralph and Hurley, 1952) и в Южной Африке (Millard, 1952).

Обычно считается, что наземные сообщества растений реагируют на возмущения (например, на пожар) процессом, управляемым сообществом - сукцессией (Odum, 1969). По крайней мере, в некоторых из этих сообществ жизнеспособные семена сохраняются в почве и прорастают непосредственно вслед за исчезновением видов климактического сообщества (Marks, 1974). Эти сукцессии "способствуют" образованию климактического сообщества. В противоположность этому, сообщества обростателей не имеют никакого такого запаса "последовательных" видов. Обычно колонизация осуществляется организмами, личинки которых недолговечны и даже не питаются (Barnes, 1968). Осевшие виды часто препятствуют, а не способствуют последующему личиночному пополнению. Наконец, процесс образования сообществ, например, на занятом субстрате, обычно не приводит к климаксу. Поэтому сообщества обростателей слабо подтверждают существующую точку зрения на сукцессию биоценозов (например Odum, 1969).

Во всех бентических сообществах личиночное пополнение представляет собой важный процесс, при помощи которого сообщества реагируют на возмущения, но, тем не менее, оно же представляет собой возмущение по отношению к существующим сложившимся ассоциациям. Полагаю, что в будущем исследования должны сосредоточить свое внимание на способности личинок захватывать ранее занятый субстрат и на механизме, при помощи которого живущие на нем особи препятствуют этому захвату. Кроме того, должны проводиться, до возможности, исследования, включающие долгосрочные, не вносящие нарушений описания видового состава на одних и тех же субстратах. Только таким образом можно собирать сведения по жизнедеятельности членов сообщества и решить вопросы в связи с его устойчивостью. Наконец, только экспериментально (например, исключением значительных хищников или удалением значительных конкурентов) можно определить роль наиболее важных членов сообщества.

# ЛИТЕРАТУРА

- Barnes, R. D. 1968. *Invertebrate Zoology*. Philadelphia, Pa.: W. B. Saunders Co. 743 pp.
- Boyd, Milton J. 1972. Fouling community structure and development in Bodega Harbor, California. Ph.D. Thesis, University of California, Davis.
- Coe, W. R., and Allen, W. E. 1937. Growth of sedentary marine organisms on experimental blocks and plates for nine successive years at the pier of the Scripps Institution of Oceanography. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Tech. Ser. 4*, pp. 101-136.
- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40: 49-78.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 169-192.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. *Ecology and Evolution of Natural Communities*. Harvard University Press (in press).
- Cory, R. L. 1967. Epifauna of the Patuxent River Estuary, Maryland, for 1963 and 1964. *Ches. Sci.*, 8: 71-89.
- Dayton, Paul K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41: 351-389.
- Dayton, P. K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.*, 45: 137-159.
- Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., and Dayton, L. B. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. Monogr.*, 44: 105-128.
- Fager, Edward W. 1971. Pattern in the development of a marine community. *Limnol. Ocean.*, 16: 241-253.



- Fishelson, L. 1973. Ecological and biological phenomena influencing coral-species composition on the reef tables at Filat (Gulf of Aqaba, Red Sea). *Mar. Biol.*, 19: 183-196.
- Haderlie, E. C. 1968. Fouling organisms in the harbor at Monterey, California. *2nd Int. Cong. Mar. Corrosion and Fouling. Athens*, pp. 1-14.
- Karlson, R. H. 1975. The effects of predation by the sea urchin, *Arbacia punctulata*, on a marine epibenthic community. Ph.D. Thesis, Duke University.
- Kawahara, T. 1962. Studies on the marine fouling communities. I. Development of a fouling community. *Rep. Fac. Fish. Prefectural Univ. Mie*, 4: 27-42.
- Marks, P. L. 1974. The role of the pin cherry (*Prunus pennsylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 44: 73-88.
- McDougall, K. D. 1943. Sessile marine invertebrates at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 13: 321-374.
- Menge, B. A. and Sutherland, J. P. 1975. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.* (in press).
- Millard, N. 1952. Observations and experiments on fouling organisms in Table Bay harbour, South Africa. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, 33: 415-445.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Paine, Robert T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100: 65-75.
- Paine, R. T. 1971. A short-term investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, 52: 1096-1106.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: 93-120.

- Paine, Robert T., and Vadas, Robert L. 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnol. Ocean.*, 14: 710-719.
- Porter, James W. 1972. Predation by *Acanthaster* and its effect on coral species diversity. *Amer. Nat.*, 106: 487-492.
- Porter, J. W. 1974. Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. *Science*, 186: 543-545.
- Ralph, P. M., and Hurley, D. E. 1952. The settling and growth of wharf-pile fauna in Port Nicholson, Wellington, New Zealand. *Zool. Publications from Victoria University College*, No. 19.
- Smith, F. G. W., Williams, Robert H., and Davis, Charles C. 1950. An ecological survey of the subtropical inshore water adjacent to Miami. *Ecol.*, 31: 119-146.
- Sokal, R. R., and Rohlf, F. James. 1969. *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman and Co. 776 pp.
- Sutherland, J. 1970. Dynamics of high and low populations of the limpet, *Acmaea scabra* (Gould). *Ecol. Monogr.*, 40: 169-188.
- Sutherland, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.*, 108: 859-873.
- Sutherland, J. P. 1975. Effect of *Schizoporella* removal on the fouling community at Beaufort, N. C. *Ecology of Marine Benthos*, ed. by B. C. Coull. Beele W. Baruch Institute for Marine Biology and Coastal Research Symposium. University of South Carolina 7-10 May 1975 (in press).
- Sutherland, John P. and Karlson, Ronald H. 1973. Succession and seasonal progression in the fouling community at Beaufort, North Carolina. *3rd Int. Cong. on Mar. Corros. and Foul.*, pp. 906-929. Evanston, Ill.: Northwestern University Press.
- Weiss, C. M. 1948a. The seasonal occurrence of sedentary marine organisms in Biscayne Bay, Florida. *Ecol.*, 29: 153-172.

- Weiss, C. M. 1948b. An observation on the inhibition of marine wood destroyers by heavy fouling accumulation. *Ecol.*, 29: 120.
- Wells, Harry W., Wells, Mary Jane, and Gray, I. E. 1964a. Ecology of sponges in Hatteras Harbor, North Carolina. *Ecol.*, 45: 752-767.
- Woodin, S. A. 1974. Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. *Ecol. Monogr.*, 44: 171-187.
- Woods Hole Oceanographic Institution. 1952. *Marine Fouling and Its Prevention*. U. S. Naval Institute, Annapolis, Md. 388 pp.



AD-A039 888

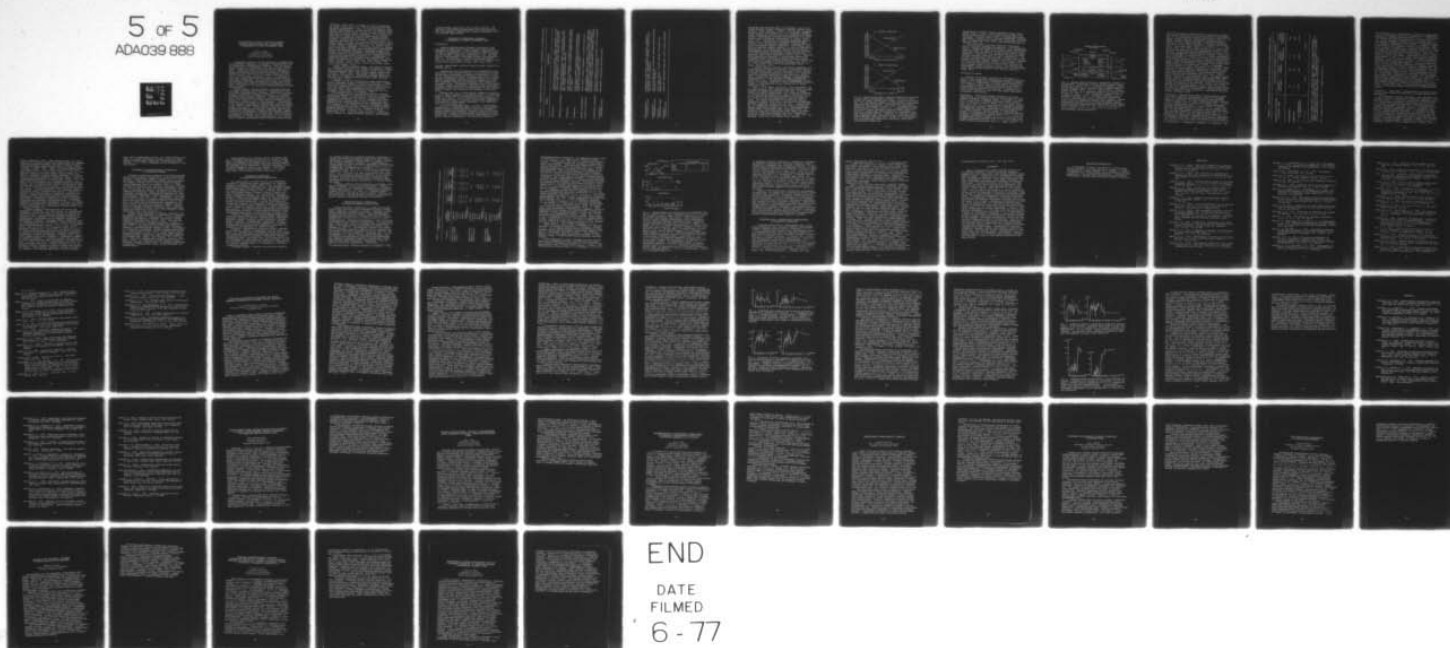
OFFICE OF NAVAL RESEARCH ARLINGTON VA  
ECOLOGY OF FOULING COMMUNITIES U.S.--U.S.S.R. COOPERATIVE PROGR--ETC(U)  
APR 77 J D COSTLOW

F/G 8/1

UNCLASSIFIED

NL

5 of 5  
ADA039 888



END

DATE  
FILMED

6-77

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ  
УЧАСТКОВ СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ И ОБРАЗ ЖИЗНИ  
В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Bruce A. Menge  
Department of Biology  
University of Massachusetts  
Boston, Massachusetts 02125

Большинство экологов, изучая локальные и географические типы структуры сообществ и их динамики, ограничивались лишь их наблюдением и сравнительным анализом. Хотя эти методы всегда останутся неотъемлемой частью экологических исследований, экологи все более и более осознают их недостаточность. Большинство экологов понимают сейчас необходимость проведения контролируемых полевых экспериментов (Connell, 1975a,b; Dayton, 1971, 1975a; B. Menge, Sutherland, 1975; Paine, 1974; Schroder, Rosenzweig, 1975). В настоящий момент такой подход осуществляется преимущественно морскими экологами и ботаниками. Это объясняется тем, что изучаемые ими организмы ведут малоподвижный или сидячий образ жизни. Самые значительные успехи в исследовании сообществ достигнуты за последние 15 лет благодаря экспериментальным полевым исследованиям.

Ранние работы в области изучения структуры сообществ установили некоторую закономерность в распределении, количественных характеристиках, размерах, трофической структуре, видовом разнообразии и развитии сообществ, т.е. обнаружили различные типы структуры сообществ. Современные исследования направлены главным образом на изучение динамики сообщества, т.е. вопроса о том, каким образом возникает данная структура и каковы условия ее существования. Основным вопросом, наиболее интересным и дискуссионным, является вопрос о том, почему в одних районах земного шара видов оказывается больше, чем в других. Экологи пытались объяснить это отношением влиянием разных факторов (например, хищничество, конкуренция, устойчивость к климатическим факторам, продуктивность, пространственная гетерогенность, фактор времени и разнообразие во времени, см. Pianka, 1966, 1974) на видовое разнообразие как внутри одного местообитания, так и на различия в видовом разнообразии между разными местами обитания

(MacArthur, 1964, 1969). В работе Б. Менге и Сутерланда (B. Menge, Sutherland, 1975), подробно рассмотренной ниже, высказано предположение о том, что локальное видовое разнообразие поддерживается, главным образом, соотношением между хищничеством и конкуренцией (которые связаны обратной зависимостью) в пределах одного сообщества. На эти факторы, в свою очередь, влияют постоянство климатических условий, временная и структурная гетерогенность, продуктивность и, возможно, некоторые другие факторы. Кроме того, мы с Сутерландом предполагаем, что, чем менее суровы условия окружающей среды, тем больше возможностей для развития все более и более сложной трофической структуры. При сложной трофической структуре (например, в том случае, когда она включает много трофических уровней, много связей между составляющими видами) преобладающим фактором, оказывающим решающее воздействие на структуру сообщества, оказывается хищничество. В менее сложных по трофической структуре сообществах общая интенсивность хищничества уменьшается и в формировании сообщества большую роль начинает играть конкуренция. Наш анализ основывается на результатах, полученных в разных биотопах (Connell, 1961a, 1970, 1971, 1975b; Dayton, 1971, 1975a; Jackson, 1972; B. Menge, 1972b, 1976; Paine, 1966, 1971, 1974; Woodin, 1974).

Второй, наиболее спорный вопрос - это вопрос о различиях в стабильности сообществ в сходных местообитаниях (например, скалистая литораль, леса, пустыни, озера и т.д.), где условия окружающей среды имеют разную степень стабильности (Woodwell, Smith, 1969). Этот вопрос особенно важен, так как термин "стабильность" определяется разными авторами по-разному, хотя в каждом случае достаточно четко (Holling, 1973; Margalef, 1969).

Главный, но все еще количественно слабо охарактеризованный глобальный образец стабильности сообщества - стабильность тропических сообществ, которые более постоянны (т.е. они меньше изменяются во времени), но менее гибки (Holling, 1973) или имеют меньшую приспособительную устойчивость (Margalef, 1969), чем внетропические сообщества (но с некоторыми ограничениями - см. Peterson, 1975).

В настоящем докладе я рассматриваю эти две проблемы (видовое разнообразие и стабильность сообществ) и предлагаю качественные модели, которые поясняют типы организации и стабильности сообщества. Во многих отношениях эти модели предварительны и гипотетичны, но они в значительной мере базируются на экспериментальных полевых наблюдениях структуры сообществ. Этот доклад, хоть он и затрагивает работы по экспериментальной экологии сообществ, не является исчерпывающим обзором в этой области. Подобные обзоры были недавно опубликованы (Connell, 1972, 1975a,b; B. Menge, Sutherland, 1975). В данном случае моя цель - сконцентрировать внимание на общей постановке вопроса и процитировать



соответствующие работы там, где это будет уместно. Для выяснения этого вопроса использованы некоторые данные из моих исследований о формировании сообществ скалистых участков литорали Новой Англии.

#### СТРУКТУРА И ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

##### Определения:

Вопреки неопределенной путанице в литературе, лишь некоторые основные экологические концепции имеют единое общепринятое определение. Таким образом, необходимо вновь, по мере их определения, давать определения таких терминов, как конкуренция, сообщество, хищничество и т.д. Эти определения, употребляемые в настоящем докладе, представлены в табл. 1. Они собраны из нескольких источников (Dayton, 1971; May, 1973; B. Menge, 1976; B. Menge, Sutherland, 1975; Pianka, 1974; Reynoldson, Bellamy, 1971; Root, 1967).

Факторы, определяющие структуру морских донных сообществ на твердом грунте:

Современная наука развивается при взаимодействии аналитических и синтетических методов с целью изучения сложных систем путем исследования поведения их компонентов и того, как их взаимодействие влияет на формирование данной системы. Поэтому последующее развитие глобальной модели или группы моделей формирования сообществ должно основываться на анализе локальных сообществ, расположенных вдоль градиентов окружающей среды. Последующие сравнения таких систем должны показать, какие закономерности ограничены только местными условиями и какие могут быть распространены на более высокие уровни сложности для объяснения встречающихся типов сообществ.

Общепризнано, что в одних районах находится относительно много видов (например, в тропических лесах, на коралловых рифах, в сообществах на глубоководных мягких грунтах и т.п.), тогда как в других - видов относительно меньше (например, в лесах умеренных широт, в зарослях крупных бурых водорослей, в сообществах на мелководных отложениях и т.д.) (MacArthur, 1969, 1972; Ricklefs, 1973).

Хотя число выделяемых видов и в связи с этим видовое разнообразие в значительной мере зависит от недостаточности знаний о процессе видообразования, сохранение меняющихся уровней видового разнообразия, очевидно, является функцией взаимодействия между характеристиками биологической и физической сред. По-моему, биологические взаимодействия хищничества (включая травоядность), биологические нарушения,

Таблица 1. Определения экологических терминов, употребляемых в настоящем докладе.

| Термин                        | Определение  |
|-------------------------------|--|
| Хищничество                   | Потребление одного вида другим. Может относиться, в частности, к плотности или в общем может включать взаимодействия между хищником и жертвой (исключая паразитизм).   |
| Межвидовая конкуренция        | Взаимное соревнование двух видов за использование ресурсов, которые недостаточны. При этом взаимодействии оба вида испытывают отрицательное влияние.   |
| Ассоциация                    | Набор видов в сообществе со сравнимым трофическим положением, или видов, которые используют сходные пространственные ресурсы.  |
| Сообщество                    | Набор видов, которые опосредовано или непосредственно взаимодействуют и занимают определенное местообитание. Включает все трофические уровни.  |
| Видовое разнообразие          | Число видов в данном сообществе (= видовое богатство).   |
| Структура сообщества          | Общее выражение, которое относится к "облику" сообщества; количественно ее можно охарактеризовать только путем количественного описания, обилия, размера тела, трофических соотношений и видового разнообразия составляющих популяций. |
| Организация сообщества        | Структура сообщества и процессы динамики, которые вызывают наблюдаемые структурные картины.  |
| Устойчивость окружающей среды | Изменчивость параметров физической среды.  |

|                                     |  |
|-------------------------------------|--|
| Предсказуемость<br>окружающей среды | Возможность предсказать будущее положение параметров физической среды. Измеряется (например) серийной автокорреляцией этих параметров. |
| Напряженность<br>окружающей среды   | Частота достижения или превышения пределов физиологической терпимости организма.   |
| Суровость<br>окружающей среды       | Более общий термин, который включает последние три характеристики.   |
| Временная<br>гетерогенность         | Суровость окружающей среды плюс типы и уровни продукций.   |



вызываемые деятельностью вида, и конкуренция - все это основные факторы, которые регулируют локальное видовое разнообразие. Другие факторы, а именно, структурная и временная гетерогенность, продуктивность и т.д., оказывают модифицирующие воздействия и могут путем этих воздействий на хищнические и конкурентные отношения непосредственно или опосредованно влиять на видовое разнообразие (B. Menge, Sutherland, 1975). Недавно мы с Сутерлендом предложили простую модель того, чтобы объяснить кажущиеся противоречивыми (Pianka, 1966) воздействия конкуренции и хищничества на видовое разнообразие данного сообщества. Если вкратце изложить эти довольно сложные гипотезы, то гипотеза хищничества предполагает, что избирательное хищничество конкурентно преобладающих видов обеспечивает высокое видовое разнообразие путем уменьшения конкуренции и допускает вселение и выживание более слабых конкурентов (Paine, 1966). Интенсивность хищничества возрастает с увеличением стабильности окружающей среды, поскольку активность хищников и разнообразие жертв в таких условиях возрастает. Эта гипотеза так или иначе подтверждается полевыми экспериментами (Hall, *et al.*, 1970; Paine, 1966, 1971; дополнительные ссылки: B. Menge, Sutherland, 1975).

С другой стороны, гипотеза конкуренции утверждает, что интенсивность конкуренции возрастает с увеличением стабильности окружающей среды, так как виды тратят больше времени и энергии на процессы накопления и меньше на то, чтобы противостоять факторам физической среды (MacArthur, Wilson, 1967). Интенсивная конкуренция приводит к увеличивающейся специализации и к более высокому видовому разнообразию (MacArthur, 1972). Доказательства, подтверждающие эту гипотезу, в основном, косвенные и носят коррелятивный характер (ссылки и более подробное резюме гипотез см. B. Menge, Sutherland, 1975).

Рис. 1 (из B. Menge, Sutherland, 1975) показывает, как эти гипотезы могут быть соединены в простую модель, которая устраняет очевидные противоречия между ними. Основные пункты этой модели предполагают, что в пределах сообщества (1) конкуренция регулирует число видов в ассоциации только тогда, когда члены ассоциации действительно конкурируют, т.е. когда они способны поддерживать себя или близки к этому. Это обычно справедливо на относительно высоких трофических уровнях из-за отсутствия других контролирующих факторов (например, хищничества, рис. 1а). С другой стороны, (2) хищничество регулирует число видов в ассоциациях низкого трофического уровня (рис. 1а). Конкуренция между сообществами и конкуренция между населением разных мест обитания должны быть относительно более важны, чем хищничество как главные организующие факторы в сообществах с немногими трофическими уровнями (рис. 1б). Кроме того, по-видимому, из-за того, что хищники менее способны

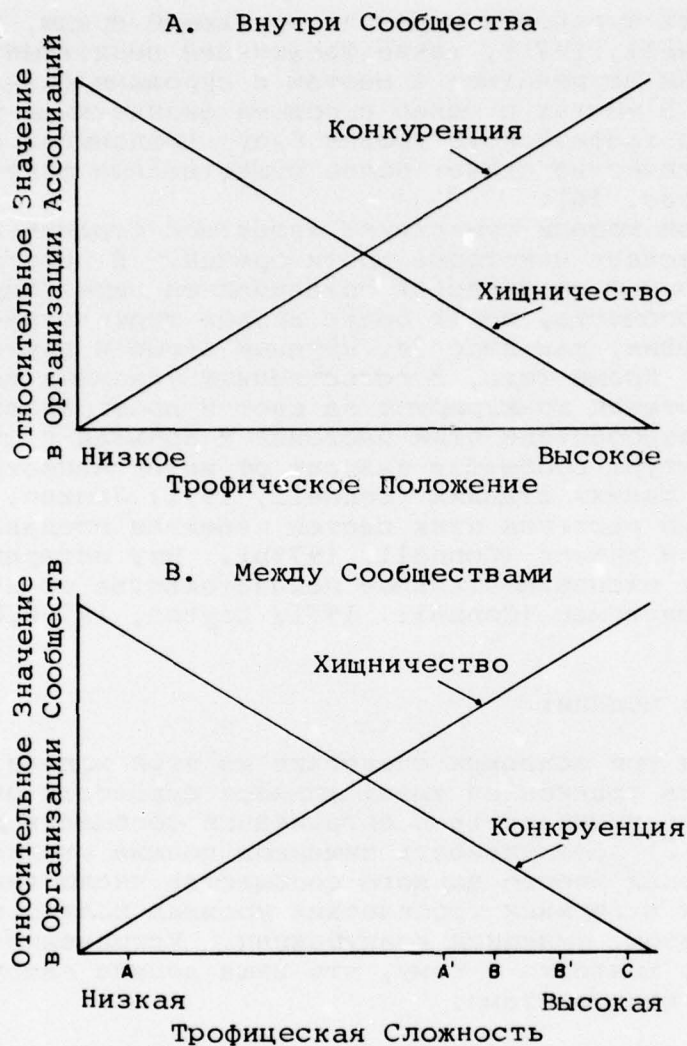


Рис. 1. Качественная модель значения межвидовой конкуренции и хищничества в организации сообществ: (А) внутри сообщества, (В) между сообществами и между разными местообитаниями. Эти соотношения линейны и не дают никаких определенных количественных соотношений. Предполагаемые расположения сообществ, обсуждаемых в тексте: А-А' - незащищенные-защищенные участки в Новой Англии; В-В' - незащищенные-защищенные участки северо-западного побережья Тихого океана; С - участки с сообществами, предположительно обладающими сложными трофическими связями. Вероятно, они включают сообщества коралловых рифов, зарослей крупных бурых водорослей на северо-западном побережье Тихого океана и в южной Калифорнии, сублиторальные сообщества в Мак Мерда, Антарктика, глубоководные сообщества.

противостоять суровости условий окружающей среды, чем их жертвы (Connell, 1971), такие трофически несложные сообщества должны встречаться в местах с суровыми физическими условиями. В местах с менее суровыми физическими условиями виды высшего трофического уровня будут продолжать существовать, а хищничество станет более существенным фактором организации (рис. 16).

Для этой модели существует известное ограничение, которое объясняет некоторые противоречия. В некоторых системах со сложной трофической организацией виды, определяющие структуру сообществ, имеют более низкие трофические уровни (такие растения, как деревья, крупные бурые и другие макроводоросли). Кроме того, в естественных условиях во многих системах растения конкурируют за свет и пространство. Тем не менее, разнообразие этих растений и большая часть наблюдаемой структуры сообществ зависит от интенсивности выедания растений на ранних стадиях (Connell, 1971; Janzen, 1970), т.е. взрослые растения этих систем избежали поедания или других причин гибели (Connell, 1975b). Эту интерпретацию подтверждают экспериментальные доказательства во всех упомянутых выше системах (Connell, 1971; Dayton, 1975a,b; J. Menge, 1975).

#### Следствия из модели:

Имеются три основных следствия из этой модели, а именно, вдоль градиентов уменьшающейся суровости окружающей среды 1) роль хищничества в организации сообществ должна возрастать, 2) эффективность хищников должна увеличиваться и 3) в пределах любого данного сообщества число видов сосуществующих в верхних трофических уровнях должно быть, главным образом, функцией конкуренции. Устранение конкурента должно привести к тому, что ниша должна заполняться оставшимися конкурентами.

Следствие 1. Хищничество должно становиться все более существенным в организации сообществ вдоль градиента уменьшающейся суровости окружающей среды. Я проверял эту гипотезу в Новой Англии в районах различной степени защищенности от волнового удара (B. Menge, 1976; B. Menge, Sutherland, 1975) (рис. 2). На этом рисунке суммированы основные характеристики структуры сообщества для типичных защищенных и незащищенных скалистых литоральных участков Новой Англии и 2) даются наиболее типичные данные тех исследований, которые производились при исключении из сообщества хищников. Очевидно, в незащищенных участках хищник *Thais lapillus* не оказывает подавляющего влияния на *Mytilus edulis*, тогда как на защищенных участках хищничество является фактором, оказывающим подавляющее влияние на *Mytilus edulis* и мешает ему занять основное пространство (рис. 2). Кроме того, в



# ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЛИТОРАЛИ НОВОЙ АНГЛИИ

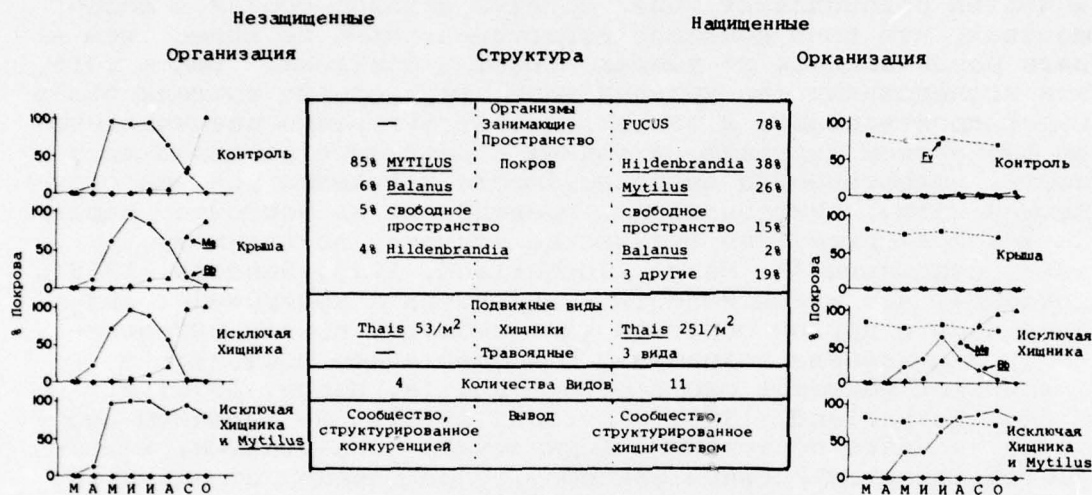


Рис. 2. Краткий обзор структуры и организации сообществ на незащищенных и защищенных участках средней литорали Новой Англии (из В. Menge, 1976). За обилие организмов, занимающих пространство, принят средний процент покрова первоначальной площади скалы. Хотя *Thais* присутствует на незащищенных участках, но не оказывает действие на структуру сообщества (см. табл. 2). Опыты исключения хищников взяты из Б. Менге (В. Menge, 1976). Исключение хищников и *Mytilus* проверяет гипотезу, что *Mytilus* конкурентно превосходит *Balanus* за пространство, когда отсутствуют хищники. Покров скалы в опыте на защищенном участке есть средний покров, полученный по разрезу за тот же самый промежуток времени, в течение которого контролировалась приспособительная стабильность сообщества (табл. 3). Bb - *Balanus balanoides*; Me - *Mytilus edulis*; Fv - *Fucus vesiculosus*; *Hildenbrandia* - инкрустирующие красные водоросли.

отсутствии хищника в среднем горизонте литорали на защищенных участках встречаются только два совместно существующих вида <sup>х)</sup> (за исключением эфемерных водорослей), тогда как при наличии хищника совместно встречаются приблизительно 8 видов. Влияние степени защищенности отдельных районов от действия волн на хищничество было установлено Петерсоном (Peterson, 1975a, личные сообщения). Суммируя эти исследования с известными ранее (Dayton, 1971; Hall, *et al.*, 1970; Paine, 1966, 1971, 1974), можно заключить, что наличие хищничества обеспечивает более богатый видовой состав в сообществах, что было доказано экспериментально не менее, чем в пяти различающихся по условиям местах обитания. Более того, эти исследования (по крайней мере, те, которые проводились в море) производились в точках, достаточно четко различающихся по физическим условиям, в точках с различной степенью жесткости, непостоянства предсказуемости изменений условий окружающей среды. Исследования, проведенные на восточном берегу Северной Америки, где физические условия, по-видимому, менее стабильны (B. Menge, Sutherland, 1975; Sanders, 1968), показали, что интенсивность хищничества и конкуренции связаны друг с другом обратной зависимостью, причем интенсивность хищничества возрастает с возрастанием постоянства физических факторов окружающей среды (B. Menge, 1976; B. Menge, Sutherland, 1975; Peterson, 1975). На западном побережье, с более постоянными физическими показателями, хищничество является главным фактором, определяющим структуру сообщества; если исключить хищников, то на первое место выступает конкуренция за пространство, несмотря на постоянство физических показателей (Dayton, 1971; Paine, 1966, 1974). Поэтому, как и предсказывалось моделью, влияние хищничества на структуру сообществ (распределение, количественные показатели и видовой состав) возрастает с уменьшением суровости условий окружающей среды.

Следствие 2. Эффективность каждого хищника должна возрастать вдоль градиентов уменьшающейся суровости окружающей среды. Это следствие фактически является формулировкой механизма следствия 1, что уже предполагалось ранее (Connell, 1975b; B. Menge, 1976; B. Menge, Sutherland, 1975). В большинстве районов Новой Англии *Thais* — единственный хищник среднего горизонта литорали (B. Menge, 1976). В основном жертвами его оказываются *Mytilus* и *Balanus* (B. Menge, 1976; рис. 2), два вида, которые составляют основу пространственной структуры сообщества скалистой литорали (рис. 2). Чтобы проверить гипотезу о том, что эффективность каждого *Thais* возрастает с увеличением защищенности участка от удара волн и уменьшением осушения, я проделал серию полевых экспериментов (которые более полно будут опубликованы в другой работе),

х) В подлиннике — "конкурента", очевидно, это опечатка — Ред.

Таблица 2. Эффективность хищников при различных условиях окружающей среды.

| Положение по отношению<br>к волновому удару    | Относительная интенсивность обсыхания<br>а) |                       |                                     |                                     |
|--|---|-----------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
|  | Высокая<br>(без навеса)                     | Низкая<br>(с навесом) | Высокая<br>(высокая<br>литоральная) | Низкая<br>(низкая ли-<br>торальная) |
| Незащищенные                                   | 36  | 145                   | 75                                  | 128                                 |
| Защищенные                                     | 65  | 161                   | 43                                  | 183                                 |
| $\chi^2$ (от обнаруженных<br>до защищенных) б) | 8,33**                                      | 0,48                  | 8,68**                              | 9,73**                              |
| $\chi^2$ (2 x 2)                               | 4,24*                                       |                       |                                     | 17,22**                             |

а) Число в каждой клетке - число съеденных мидий суммарно в течение нескольких опытов (9 или 6) и в четырех клетках на опыт. Первые два столбца - результаты девяти ниже-средне литоральных опытов. Последние два столбца - результаты шести верхне-средне и шести ниже-средне литоральных опытов.

б) \* = значимо на уровне 5%; \*\* = значимо на уровне 1%.



спланированных так, чтобы получить "показатель" эффективности *Thais* в различных условиях (в защищенных и незащищенных, обсыхающих и влажных местах обитания и т.д.). В результате этих опытов были получены данные по числу мидий (было 20 экз. на одну площадку в каждом опыте), съеденных пятью *Thais* на площадке в среднем горизонте литорали на прибойном мысе и в небольшой, защищенной от волн бухте. Площадки в каждом районе были взяты в верхнем и нижнем этажах среднего горизонта литорали, покрытые или не покрытые водорослями, вблизи от трещин или на значительном расстоянии от них и т.д. Каждая площадка бралась в четырех повторностях, каждый опыт длился от 4-х до 7-ми дней. Размеры мидий и *Thais* не изменялись в течение всех опытов. Некоторые результаты опытов представлены на табл. 2. В нижнем этаже среднего горизонта литорали (I, II, IV столбцы таблицы 2) сильная прибойность уменьшает число моллюсков, съеденных *Thais*, хотя разница в одном из трех случаев недостоверна. Однако мы должны отметить, что число моллюсков, съеденных на площадке в верхнем этаже, было больше (но никак не меньше) в незащищенных, чем в защищенных районах. Поэтому можно предположить, что сильное обсыхание оказывает на *Thais* большее влияние, чем сила волнового удара, особенно летом, когда проводились эти опыты. Относительно более сильное обсыхание уменьшает также число моллюсков, съеденных при отсутствии *Thais* на покрывающих площадку водорослей или при наличии этих хищников в верхнем этаже исследуемого горизонта литорали (табл. 2). По этим данным можно предположить, что эффективность *Thais* в роли хищника зависит от прибойной силы волн и степени осушения. Говоря более обще, эти данные подтверждают гипотезу о том, что физическая среда сильно влияет на эффективность хищника.

Следствие 3. Число видов, сосуществующих на верхнем трофическом уровне, должно регулироваться, главным образом, конкуренцией.

Это следствие и другие, связанные с ним, базируются на большом количестве экологических наблюдений (MacArthur, 1972; Schoener, 1974). К несчастью, относительно небольшую часть этих исследований составляют эксперименты (Connell, 1975a, b). Однако, на скалистой литорали, некоторые экспериментальные исследования указывают на то, что в результате конкуренции возникают ассоциации, которые в сообществе находятся на верхнем трофическом уровне. В тех районах Новой Англии (средний горизонт литорали), на Британских островах и в Южной Калифорнии (верхний горизонт литорали), где хищники отсутствуют по естественной причине (или действие их ослаблено), верхний трофический уровень представлен фильтраторами - морскими желудями и мидиями, которые, как это было доказано экспериментально, конкурируют в борьбе за пространство (Connell, 1961a; Harger, 1970; B. Menge, 1976; B.

Menge, Sutherland, 1976). Было доказано также, что в трофически более сложных сообществах, расположенных на западном побережье скалистой литорали, конкуренция может возникать между двумя видами хищных морских звезд (B. Menge, 1972b; J. Menge, B. Menge, 1974) и между несколькими видами хищных гастропод (Connell, 1970). Далее, при отсутствии одного вида звезды (*Pisaster*) ниша второго вида (*Leptasterias*) расширяется, большее количество видов и особей играют роль жертвы и включаются в рацион питания хищников, и их воздействие на структуру сообщества усиливается (Menge, 1972a,b). В центральной Калифорнии, установил Гавен (Haven, 1973), два верхнелиторальных вида *Asmaea* конкурируют за пищу. Возможно, что эти травоядные виды занимают верхний трофический уровень, так как беспозвоночные-хищники отсутствуют в верхнем горизонте литорали в этом районе. Эти наблюдения указывают на то, что конкуренция между видами высокого трофического уровня — явление постоянное и что устранение одного из конкурентов ведет к расширению ниши другого. Однако для проверки этой гипотезы нужно в эксперимент включить конкурентов. В идеале прослеживание судьбы этих введенных в эксперименте конкурентов обнаружило бы механизм регуляции числа видов в ассоциации: происходит ли это в результате конкуренции или вызывается другими факторами. К сожалению, проведение подобных опытов невозможно, а, кроме того, неспособность вновь введенного вида выжить может быть вызвана не только конкуренцией, но и рядом других факторов (Kohn, 1971; J. Menge, B. Menge, 1974).

Суммируя имеющиеся доказательства, мы получим подтверждение этой модели. Как видно на рис. 1а, формирование ассоциаций, которые находятся в сообществе на верхнем трофическом уровне, сильно подвержено влиянию конкуренции независимо от того, являются ли они первичными продуцентами, сестонофагами, травоядными или плотоядными организмами. Формирование ассоциаций, занимающих нижние трофические уровни [например, фитофаги и сестонофаги, которые являются жертвой таких хищников, как *Pisaster* и *Leptasterias* на восточном берегу Северной Америки (Dayton, 1971; B. Menge, 1972b; Paine, 1974) или *Stichaster* в Австралии (Paine, 1971)], определяется хищничеством. Кроме того, как явствует на рис. 1б, общая структура сообществ является функцией конкуренции в трофически несложных сообществах (например, сообщества, обнаруженные на восточном побережье) и хищничества в трофически сложных сообществах (например, в большинстве сообществ на западном побережье). На модели я привел такие районы, в которых предположительно могут встречаться различные системы (рис. 1б), для того, чтобы экстраполировать эти данные на менее изученные сообщества. Я должен подчеркнуть, что трофическая сложность сообщества является главной характеристикой модели. Таким образом, трофически несложные системы, как например, исследованные Джексоном и Буссом (Jackson,



Buss, 1975), располагаются на рис. 16 с левой стороны, в то время как сложные приполярные системы, такие как сублиторальные антарктические сообщества с преобладанием губок (Dayton, *et al.*, 1974), изображены на том же рисунке с правой стороны.

#### УСТОЙЧИВАЯ И ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ НА СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ

Понимание стабильности сообществ в различных местообитаниях обычно вызывает затруднения 1) из-за семантической путаницы в употреблении термина "стабильность" и 2) из-за недостатка хороших количественных данных, характеризующих это явление. Недавно экологи начали заниматься обеими этими проблемами, однако это привело к тому, что вопрос о стабильности сообществ стал еще более запутанным, чем раньше. Тем не менее, мы своей трактовкой стабильности можем сделать некоторый шаг вперед. Ряд авторов считают, что в стабильности сообщества следует различать два компонента: устойчивую стабильность (устойчивость=стабильность) и приспособительную стабильность (упругость=гибкость) (Holling, 1973; Margalef, 1968; May, 1973). Общепринято, что устойчивость есть степень, до которой данная система изменяется около некоторых средних значений в течение какого-то времени, в то время как приспособительная стабильность есть относительная способность нарушенного сообщества возвратиться к исходному состоянию (Margalef, 1969). Использование этих терминов становится все более популярным среди полевых исследователей (Hurd, Wolf, 1975; Peterson, 1975b; Sutherland, 1974) и мы следуем этому.

Главный пример наблюдаемых сообществ, поведение которых приводит к предположению, что разнообразие и сложность сообщества порождает его стабильность, - это тропические сообщества как наиболее стабильные (постоянные), нежели сообщества умеренных широт (Elton, 1958). Эта идея была скептически встречена некоторыми экологами, и теория, обосновывающая ее, была недавно подробно рассмотрена Мэем (May, 1973). Современный взгляд на изменение поведения сообществ в мировом масштабе сводится к тому, что тропические сообщества, по-видимому, обладают большим постоянством (т.е. меньше меняются внешне или по относительному обилию большинства видов), однако, в то же время, имеют меньшую приспособительную стабильность нежели сообщества умеренных или полярных широт (Frank, 1968; Futuyma, 1973; Holling, 1973). Пользуясь терминологией Левонтина (Lewontin, 1969), можно сказать, что тропические системы обладают большей локальной (частной) стабильностью, но гораздо меньшей общей (глобальной) стабильностью, нежели системы умеренных или полярных широт.



Чтобы проверить эти гипотезы, нужно, во-первых, измерить устойчивую стабильность систем в местностях, отличающихся по стабильности окружающей среды, и, во-вторых, определить приспособительную стабильность этих систем, анализируя поведение их при нарушениях. Достоин удивления, что до недавнего времени ни одна из этих проблем не привлекала серьезного внимания исследователей (Hurd, *et al.*, 1971; Hurd, Wolf, 1975; Peterson, 1975b; Sutherland, 1974).

#### УСТОЙЧИВАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ НА СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ НОВОЙ АНГЛИИ

Мы с Джейн Менге в течение четырех лет исследовали устойчивую и приспособительную стабильности на скалистой литорали в нескольких районах Новой Англии, на участках, подверженных различному действию волн. Для измерения устойчивой стабильности мы брали разрезы, описанные более подробно в других работах (J. Menge, 1975; B. Menge, 1976), на трех литоральных уровнях (верхняя, средняя и нижняя литораль) в нескольких районах. По этим разрезам была дана оценка процентного покрова всего пространства, занимаемого видами, и обилия всех подвижных видов. По этим данным можно оценить относительное обилие, богатства видами и другие аспекты структуры сообщества. В начале нашей работы мы субъективно полагали, что физическая среда на незащищенных от волн мысах более сурова (особенно в отношении волнового удара), нежели в скалистых районах бухт и других подветренных участков. Это положение было подтверждено результатами количественной обработки с использованием скорости потери экспериментальных клеток во всех участках (B. Menge, 1976).

Таблица 3 показывает некоторые предварительные измерения постоянной стабильности (средний процент ежемесячных изменений в процентах покрова, среднемесячное отклонение в процентах покрова, отношение средней вариации к среднему проценту покрова) в незащищенных и защищенных участках, а также в участках средней степени защищенности. В общем, незащищенные участки проявляют наименьшую устойчивую стабильность, хотя корреляция не является полной.

Например, среднемесячное отклонение больше в промежуточной зоне, нежели в незащищенных участках (табл. 3). Кроме того, промежуточные и защищенные участки очень сходны, если сравнивать среднемесячные изменения процентов покрова. Субъективно различия в устойчивой стабильности связаны в значительной мере с действием волн. То обстоятельство, что эта корреляция не очень заметна, связано, вероятно, с сильными штормами, которые мешали нам регулярно, с интервалом в 1-2 месяца, собирать пробы; это в особенности относится к незащищенным районам.

Из данных таблицы 3 наиболее показательны, вероятно,

те, которые основаны на отношении дисперсии к среднему, т.е. средняя численность большинства общих видов может сильно варьировать в отдельные моменты времени. Следует отметить, что отношение дисперсии к среднему  $x$ ) у доминирующих (в смысле биомассы) видов показывает наименьшую устойчивость в незащищенных участках (*Mytilus* в Пемакуид Пойнт,  $s^2/\bar{x} = 13$ ), промежуточную в промежуточных участках (*Fucus vesiculosus* в Грайндстоун Нек,  $s^2/\bar{x} = 6,6$ ) и наибольшую устойчивость в защищенном участке (*Ascophyllum nodosum* в Кануу Бич Коув,  $s^2/\bar{x} = 3,5$ ). Поскольку эти виды представляют собой объективную характеристику структуры сообществ, тесная корреляция между их устойчивой стабильностью и действием волн, вероятно, объясняет тесную субъективную корреляцию между устойчивостью и физической стабильностью, о которой говорилось выше.

В целом, вероятно, более стабильные (устойчивые) сообщества встречаются в более стабильных средах. Следует, однако, отметить, что устойчивая стабильность на популяционном уровне иногда не связана со стабильностью физических условий ( $s^2/\bar{x}$  для *Mytilus*, табл. 3). Подобные примеры можно привести и для других систем (Peterson, 1975b) и чтобы лучше понять основные примеры устойчивой стабильности в целом, требуется дальнейшее изучение этих проблем.

#### ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ НА СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ НОВОЙ АНГЛИИ

Приспособительная стабильность на скалистой литорали Новой Англии изучалась путем исследования скорости возвращения сообщества к исходному состоянию. Нарушение осуществлялось удалением шпателем сидячих видов, доминирующих в пространственной структуре среднего горизонта литорали в незащищенном, промежуточном и защищенном участках (доминировали *Mytilus*, *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* соответственно). Нарушение производилось в марте 1974 года, последующая проверка участков исследования — по возможности чаще. Обилие всех сидячих и подвижных форм определялось по разрезу или обработкой соответствующих фотографий (более подробно см. рис. 3). Эти нарушения довольно точно имитируют естественные нарушения сообществ как по временам года (большинство физических нарушений происходит зимой или ранней весной), так и по результату. Сравнение табл. 3 и рис. 3 показывает, что процесс восстановления измеряется тем, как быстро восстанавливается пространственно доминирующий вид; наименее устойчивые сообщества (незащищенные) имеют самую большую приспособительную стабильность, тогда как наиболее устойчивые (защищенные) — наименьшую

---

х) В оригинале здесь "отношение среднего к дисперсии" — Ред.

Таблица 3. Измерения устойчиво стабильности в скалистых литоральных сообществах в Новой Англии.

| Измерение  | Уровень биологической организации | Район                         |                                 |                            |  |
|--|-----------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|----------------------------|--|
|  |                                   | Пимокуид Поинт (незащищенный) | Граиндстоун Нэк (промежуточный) | Кану Бич Коув (защищенный) |  |
| Среднее изменение процента покрова в месяц                   | Сообщество                        | 3,9 ± 1,6                     | 2,2 ± 1,0                       | 2,3 ± 0,3                  |  |
|  | Популяция                         |                               |                                 |                            |  |
|  | <i>Balanus</i>                    | 4,3 ± 2,1                     | 0,3 ± 0,1                       | 1,5 ± 0,4                  |  |
|  | <i>Mytilus</i>                    | 4,8 ± 1,2                     | 2,6 ± 0,6                       | 2,1 ± 0,6                  |  |
|  | Фукоид                            | 1,0 ± 0,3                     | 2,5 ± 0,6                       | 2,7 ± 0,6                  |  |
| Средняя месячная вариация (n = 10 квадратов/месяц)           | свободное пространство            | 5,3 ± 2,0                     | 4,5 ± 1,4                       | 4,1 ± 0,9                  |  |
|  | Сообщество                        | 346,1                         | 415,2                           | 193,3                      |  |
|  | Популяция                         |                               |                                 |                            |  |
|  | <i>Balanus</i>                    | 351,9                         | 1,4                             | 15,9                       |  |
|  | <i>Mytilus</i>                    | 662,8                         | 581,9                           | 185,0                      |  |
| Средняя вариация (средний процент покрова) ( $s^2/\bar{x}$ ) | Фукоид                            | 66,4                          | 530,2                           | 294,7                      |  |
|  | свободное пространство            | 303,1                         | 547,1                           | 277,7                      |  |
|  | Сообщество                        | 15,3                          | 9,9                             | 8,4                        |  |
|  | Популяция                         |                               |                                 |                            |  |
|  | <i>Balanus</i>                    | 13,4                          | 1,0                             | 3,8                        |  |
|  | <i>Mytilus</i>                    | 13,0                          | 22,1                            | 23,8                       |  |
|  | Фукоид                            | 11,5                          | 6,6                             | 3,5                        |  |
|  | свободное пространство            | 23,5                          | 9,7                             | 3,6                        |  |



приспособительную стабильность. На защищенном участке вслед за удалением *Mytilus* в марте следует плотное оседание *Balanus* в апреле и мае; затем *Mytilus* поселяется на морских желудях и в сентябре-октябре уже наблюдается конкуренция между этими формами. Таким образом, первоначальное состояние достигается в течение семи месяцев (рис. 3). (Однако скорость возвращения к исходному состоянию зависит от времени нарушения. Другие эксперименты, не описанные здесь, показывают, что если нарушение произошло после оседания *Balanus*, то моллюски не поселяются и сообщество не восстанавливается, по меньшей мере, на протяжении восьми месяцев, а вероятно, даже и девятнадцати месяцев). На промежуточном участке, вслед за удалением *Fucus*, первоначальное состояние достигается через двенадцать месяцев. Относительно быстрое восстановление 100% покрова этой крупной водоросли, достигающей около 1 м длиной, происходит бесполо, так как почти все *Fucus* в этом эксперименте выросли из небольшого количества ризидов, не удаленных первоначально со скал (рис. 3). На защищенном участке вслед за удалением *Ascophyllum* следовало немедленное увеличение численности *Balanus* и медленное увеличение численности *Fucus vesiculosus*. До сих пор (после двадцати месяцев) *Ascophyllum* не вернулся к прежнему доминированию, хотя вновь осевшие индивидуумы становятся все более обычными (рис. 3). В этом эксперименте появление *Fucus* зависело от полового, а не от бесполого размножения, так как вначале *Fucus* было мало или он вообще отсутствовал.

Эти результаты существенно более сложны, чем относительно простая картина, представленная на рис. 3. Время года, когда производится первоначальное нарушение, влияет на продолжительность периода, в течение которого система возвращается к своему первоначальному состоянию (что обсуждалось выше для незащищенного участка). Кроме того, на эти результаты оказывают влияние другие явления. Более важное из них - неспособность *Balanus* поселиться на промежуточном участке (Грайндстоун Нек, рис. 3). Хотя это может иметь некоторое влияние на скорость восстановления, но это, вероятнее всего, ускорит, а не замедлит возвращение *Fucus*.

Джейн Менге (J. Menge, 1975) установила, что оседание фукоидов и их выживание усиливается на субстрате, занятом *Balanus*, так как микропространственная неоднородность малых размеров (пятна морских желудей) обеспечивает водоросли защиту от "травоядных" животных (литорин). Таким образом, обилие *Fucus* в этом районе дополняется оседанием и ростом морских желудей и относительной малочисленностью популяции литорин.

В противоположность этому, литорины достигают высокой плотности в защищенном участке (неопубликованные данные). Если исключить травоядные организмы, то *Fucus* занял бы 100% пространства скалы в течение шести месяцев (J. Menge, 1975). Таким образом, скорость роста *Fucus* и, вероятно, *Ascophyllum*

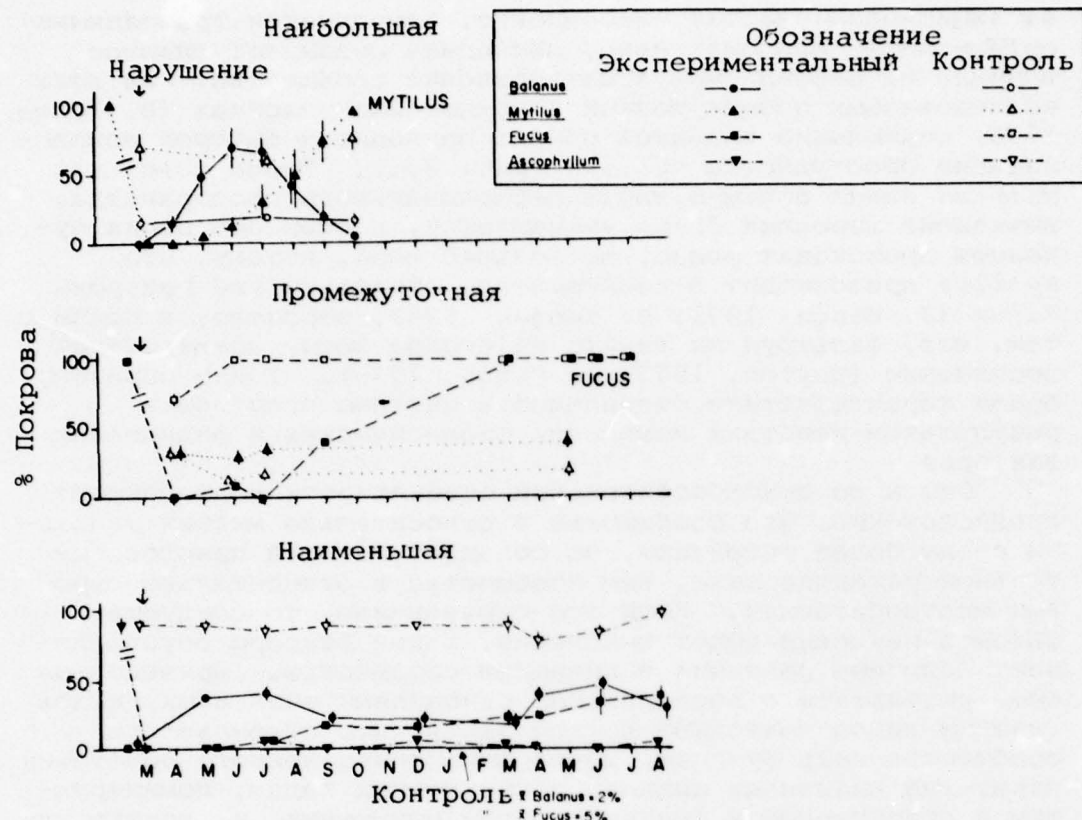


Рис. 3. Первоначальные результаты опытов по нарушению сообществ, начатых в 1974 году, показывают гибкость их на участках большой, средней и малой степени защищенности от волн. На рисунке представлено лишь обилие ( $\pm$  одна стандартная ошибка; процент покрова преобразован путем трансформации  $\arcsin$ ) наиболее обильных структурных видов. Данные по незащищенным участкам приводятся по контролю (каждая площадка —  $100 \text{ см}^2$ ) из опытов, описанных ранее (В. Menge, 1976). Идентичные результаты были получены в больших ( $1/2 \text{ м}^2$ ) расчистках в 1975 г. Другие опыты, о которых раньше не сообщалось, имели средние пробы площадью  $1/4 \text{ м}^2$  (составляя общую площадь от 1 до  $18 \text{ м}^2$ ). Моменты первоначальных нарушений отмечены стрелками, изменение численности, связанные с нарушением, отмечены штрихами. Численность *Balanus* и *Fucus* в контроле на наименее защищенных участках была всегда низка (средние под градиентом) и не нанесена, чтобы не усложнять картину. На незащищенном участке *Mytilus* структурно доминирует в течение семи месяцев, на промежуточном участке *Fucus vesiculosus* структурно доминирует в течение года, на защищенном участке структурное доминирование не восстанавливается. *Ascophyllum* очень редок, а покров *Fucus* составляет менее 50%.

на защищенном участке, несомненно, замедляется травоядными организмами; следовательно, последние оказывают главное влияние на наблюдаемое восстановление сообщества. На всех исследованных промежуточных и защищенных участках (В. Menge, 1976) исключение хищников обычно приводит к быстрой монополизации пространства *Mytilus* (рис. 2, 3). После того, как *Mytilus* занял большую часть первоначального пространства, выживание взрослых *Fucus* уменьшается, и оседание обоих фукоидов происходит редко, по меньшей мере, потому, что *Mytilus* превосходит в конкурентном отношении уже растущий *Fucus* (J. Menge, 1975; В. Menge, 1976), вероятно, в связи с тем, что, фильтруя их гаметы из столба воды, препятствует пополнению (Dayton, 1973; J. Menge, 1975). Таким образом, общая характеристика стабильности системы может быть результатом действия комплекса биологических и физических факторов.

Опыты по приспособительной стабильности подтверждают предположение, что сообщества в относительно мягких условиях среды более устойчивы, но обладают меньшей приспособительной устойчивостью, чем сообщества в относительно суровых местообитаниях. Если это справедливо, то следующим шагом в изучении будет выяснение, какие факторы обуславливают подобные различия в динамике сообщества. Приведенные выше результаты с последующими описаниями жизненных циклов главных видов позволяют предположить, что стабильность сообщества есть функция, во-первых, определенного сочетания стратегий жизненных циклов, свойственных видам, доминирующим в структурном и функциональном отношении, и, во-вторых, относительной интенсивности биологических взаимодействий, особенно взаимодействие между хищником и жертвой.

#### ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ И СТАБИЛЬНОСТЬ СООБЩЕСТВА

В системах Новой Англии, обсуждавшихся выше, структурно доминирующие виды становятся наиболее долговечными. Суммируя неопубликованные данные и наблюдения, *Mytilus*, *Balanus* и большая часть других видов, встречающихся обычно в незащищенных районах (например, эфемерные водоросли), живут относительно недолго и, очевидно, созревают в течение двух лет, а, возможно, быстрее - в течение года. Результативность оседания этих видов обычно высока. Таким образом, незащищенные сообщества с доминированием *Mytilus* характеризуются высокой степенью приспособляемости. В промежуточных участках талломы *Fucus vesiculosus*, по-видимому, существуют на протяжении 5-10 лет (*Fucus* считается долголетним и, возможно, почти бессмертным). Пополнение *Fucus vesiculosus* происходит постоянно с весны до осени (J. Menge, 1975, личные наблюдения). В среднем этот вид,



видимо, живет дольше, чем *Mytilus*.

В защищенных участках *Ascophyllum*, по-видимому, живет очень долго, до пятнадцати лет (Vadas, личное сообщение, собственные наблюдения). Эта водоросль имеет весьма бедное пополнение, даже если исключены травоядные животные. Наконец, он менее долговечен, чем *Fucus vesiculosus*, поэтому относительная степень приспособляемости структурно доминирующих видов уменьшается, а их долговечность увеличивается с уменьшением суровости окружающей среды. Субъективно, относительно много видов, характерных для сообществ с доминированием *Ascophyllum*, по-видимому, более долговечны, нежели виды, обитающие в более суровых условиях литоральных сообществ Новой Англии.

Мысль о том, что жизненные циклы оказывают главное действие на восстановление структуры сообщества, подтверждается современными интерпретациями теории сукцессий (Connell, 1972; Drury, Nisbet, 1973; Horn, 1974; Keever, 1950). Эти авторы полагают, что на вторичную сукцессию, которую можно определить как ряд процессов, происходящих, когда сообщество подавляется или повторно развивается после нарушения (процесс восстановления), более влияют жизненные циклы входящих в сообщество видов, чем смена местообитания и строгое последовательное восстановление видов. В основном, авторы полагают, что последовательность сукцессий определяется различными способностями видов к расселению, оседанию, росту и конкуренции. Ранние виды могут быть ранними, так как они имеют большую приспособляемость, нежели более поздние, а не потому, что "поздние" виды не могут быть устойчивыми к физическим свойствам среды в начальных стадиях сукцессии. Считается, что фактическая замена одного вида другим отчасти регулируется межвидовой конкуренцией. Кроме того, мои эксперименты и опыты Джейн Менге (J. Menge, 1975) позволяют думать, что взаимоотношения между хищником и жертвой могут быть важны в определении, во-первых, скорости возвращения к первоначальному состоянию и, во-вторых, состояния, в которое система возвращается после нарушения. Таким образом, в отсутствие хищников возникает совсем другое состояние (рис. 2, 3). Присутствие хищников может также влиять на пополнение фукоидов из-за выедания морских желудей, что изменяет, тем самым, доступность микрорубежищ (J. Menge, 1975, см. выше). Далее, травоядные животные, вероятно, замедляют возвращение к первоначальному состоянию путем поедания молоди структурно преобладающих видов (J. Menge, 1975 см. выше). В итоге можно сказать, что уменьшение способности сообщества к восстановлению с увеличением стабильности окружающей среды может быть функцией от: 1) различий в жизненных циклах главных доминирующих видов, 2) конкурентных взаимоотношений и 3) усиления действия хищников по отношению к жертвам. Поэтому недолговечность этих систем может быть функцией их

организационной сложности (Horn, 1974; May, 1973).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Одно из замечательных свойств природы состоит в ее бесконечном изменении: столь же интересна очевидная оформленность этих изменений в виде группы различных повторяющихся картин. Задача экологов и эволюционистов определить, совпадают ли механизмы этой повторяемости в различаемых повторяющихся картинах. Особо важно определить, как широко действуют организационные механизмы, обсужденные в этой статье. По-моему результаты, полученные в системах скалистой литорали, имеют более широкое приложение, чем считают многие экологи. Некоторые разделяют это мнение (Connell, 1975b; Dayton, 1975; Hall, *et al*, 1970; Paine, 1974). Тем не менее, чтобы решить этот вопрос необходимо больше полевых исследований по изменениям в наземных и водных средах, в местообитаниях с различной суровостью условий среды. По недавним исследованиям в некоторых тропических морских сублиторальных сообществах организующее действие конкуренции, по-видимому, происходит несколько иначе (Jackson, Buss, 1975), нежели в тропических литоральных системах. Эти авторы предполагают, что наблюдаемое высокое разнообразие в критических сообществах (на которых хищничество влияет редко) есть результат конкурентных "сетей" (А конкурентно превосходит В, который превосходит С, однако С конкурентно превосходит А), а не более известных конкурентных иерархий (А конкурентно превосходит В и С, В превосходит С, С никого не превосходит), найденных в литоральных системах. Другими словами, конкурентное исключение с большей вероятностью приводит к монополии единственного вида в этих критических сообществах, нежели в литоральных. Вероятно, для большего понимания широких картин структуры сообщества и его поведения нужны, главным образом, экспериментальные изучения как краткосрочных, так и долгосрочных результатов взаимодействия между видами. Характеристики структуры сообщества (например, видовое разнообразие, характер распределения, относительное обилие и продуктивность) и поведение сообщества (восстановление, устойчивость) зависят, главным образом, от соотношения хищник-жертва и конкурентных отношений, а также от характеристик физической окружающей среды.

#### ВЫРАЖЕНИЕ БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарен М. Рексу и Дж. Менге за конструктивную критику рукописи. Ряд людей оказал мне помощь в полевых исследованиях; в первую очередь это С. Гаррити, Ц. Гиббард и слушатели курса "Популяционная биология" в Массачузетском университете. Исследование финансировалось стипендиями Национального научного фонда #GA 35617 и #DES 72-01578 A01.



# ЛИТЕРАТУРА

- Connell, J. H. 1961a. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.*, 31: 61-104.
- Connell, J. H. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.*, 40: 49-78.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.*, (Oosterbeek, 1970): 298-312.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 169-192.
- Connell, J. H. 1975a. Field experiments in marine ecology. *Experimental Marine Biology*, pp. 21-54, ed. by R. Mariscal. San Francisco: Academic Press.
- Connell, J. H. 1975b. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. *Ecology and Evolution of Communities*, ed. by M. L. Cody and J. M. Diamond. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press. 624 pp.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41: 351-389.
- Dayton, P. K. 1973. Dispersion, dispersal, and persistence of the annual intertidal alga, *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. *Ecology*, 54: 433-438.
- Dayton, P. K. 1975a. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.*, 45: 137-159.
- Dayton, P. K. 1975b. Experimental studies of algal canopy interactions in a sea otter-dominated kelp community at Amchitka Island, Alaska. *Fish. Bull.*, 73: 230-237.

- Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R.T., and Dayton, L. B. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecol. Monogr.*, 44: 105-128.
- Drury, W. H., and Nisbet, I. C. T. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum*, 54: 331-368.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Methuen and Co. 181 pp.
- Frank, P. W. 1968. Life histories and community stability. *Ecology*, 49: 355-357.
- Futuyma, D. J. 1973. Community structure and stability in constant environments. *Amer. Nat.*, 107: 443-446.
- Hall, D. J., Cooper, W. E., and Werner, E. E. 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 839-928.
- Harger, J. R. E. 1970. The effect of species composition on the survival of mixed populations of the sea mussels *Mytilus californianus* and *Mytilus edulis*. *Veliger*, 13: 147-152.
- Haven, S. B. 1973. Competition for food between the intertidal gastropods *Acmaea scabra* and *Acmaea digitalis*. *Ecology*, 54: 143-151.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 1-23.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 25-37.
- Hurd, L. E., Mellinger, M. V., Wolf, L. L., and McNaughton, S. J. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, 173: 1134-1136.
- Hurd, L. E. and Wolf, L. L. 1975. Stability in relation to nutrient enrichment in arthropod consumers of old field successional ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 44: 465-482.
- Jackson, J. B. C. 1972. The ecology of molluscs of *Thalassia* communities, Jamaica, West Indies. II. Molluscan population variation along an environmental stress gradient. *Mar. Biol.*, 14: 304-337.
- Jackson, J. B. C. and Buss, L. W. 1975. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* (in press).

- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Nat.*, 104: 501-528.
- Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 20: 229-250.
- Kohn, A. J. 1971. Diversity, utilization of resources, and adaptive radiation in shallow-water marine invertebrates of tropical oceanic islands. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 332-348.
- Leigh, E. G. 1965. On the relation between productivity, diversity, and stability of a community. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, 53: 777-783.
- Lewontin, R. C. 1969. The meaning of stability. *Diversity and Stability in Ecological Systems* (Brookhaven Symposium in Biology, no. 22). pp. 13-24, ed. by G. M. Woodwell and H. H. Smith.
- MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Nat.*, 98: 387-397.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.*, 1: 19-30.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. New York: Harper and Row. 269 pp.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography* (Monograph in Population Biology, no. 1). Princeton, N. J.: Princeton Univ. Press. 205 pp.
- Margalef, R. 1969. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Diversity and stability in ecological systems* (Brookhaven Symposium in Biology, no. 22), pp. 25-37, ed. by G. M. Woodwell and H. H. Smith.
- May, R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems* (Monograph in Population Biology, no. 6). Princeton, N. J.: Princeton Univ. Press. 235 pp.
- Menge, B. A. 1972a. Foraging strategy of a starfish in relation to actual prey availability and environmental predictability. *Ecol. Monogr.*, 42: 25-50.
- Menge, B. A. 1972b. Competition for food between two intertidal starfish and its effect on body size and feeding. *Ecology*, 53: 635-644.
- Menge, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. (ms. submitted to



*Ecol. Monogr.*)

- Menge, B. A. and Sutherland, J. P. 1975. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.*, 110 (in press).
- Menge, J. L. 1975. Effect of herbivores on community structure of the New England rocky intertidal region: distribution, abundance, and diversity of algae. Ph.D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Mass. 164 pp.
- Menge, J. L. and Menge, B. A. 1974. Role of resource allocation, aggression and spatial heterogeneity in coexistence in two competing intertidal starfish. *Ecol. Monogr.*, 44: 189-209.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100: 65-75.
- Paine, R. T. 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, 52: 1096-1106.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: 93-120.
- Peterson, C. H. 1975a. Space utilization and community organization in two New Jersey intertidal systems. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 56: 47 (abstract).
- Peterson, C. H. 1975b. Stability of species and of community for the benthos of two lagoons. *Ecology*, 56: 958-965.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Nat.*, 100: 33-46.
- Pianka, E. R. 1974. *Evolutionary Ecology*. New York: Harper and Row. 356 pp.
- Reynoldson, T. B. and Bellamy, L. S. 1971. The establishment of interspecific competition in field populations, with an example of competition in action between *Polycelis nigra* (Mull.) and *P. tenuis* (Ijima) (Turbellaria, Tricladida). *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.*, (Oosterbeek, 1970): 282-297.
- Ricklefs, R. 1973. *Ecology*. Portland, Ore.: Chiron Press, Inc. 861 pp.

- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 317-350.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102: 243-282.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Schroder, G. D. and Rosenzweig, M. L. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami*. *Oecologia*, 19: 1-28.
- Sutherland, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.*, 108: 859-873.
- Woodin, S. A. 1974. Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. *Ecol. Monogr.*, 44: 171-187.
- Woodwell, G. M. and Smith, H. H. (eds.). 1969. *Diversity and stability in ecological systems* (Brookhaven Symposium in Biology, no. 22). 264 pp.

ОБРАСТАНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ СУБСТРАТОВ КАК ОСНОВА  
ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ПРИРОДНЫХ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ

A. N. Golikov and O. A. Scarlato  
Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR  
Leningrad, USSR

Одной из важнейших задач теории и практики современных гидробиологических исследований оказывается поиск путей к искусственному повышению продуктивности природных морских экосистем. Это обусловлено возрастающей интенсивностью промысла хозяйственно важных и обычно доминирующих в экосистемах видов. В результате происходит, часто катастрофическое, снижение численности локальных популяций, ведущее к нарушению энергетического баланса экосистем, или даже к исчезновению полезного вида в данных условиях. Очевидно, что одних охранных мероприятий и научной регуляции промысла недостаточно для обеспечения нужд растущего народонаселения. Выходом из этого положения является организация марикультуры ценных видов, ведущая к повышению продуктивности практически важных экосистем.

Многочисленные исследования по первичной продукции морских вод свидетельствуют о том, что в большинстве районов Мирового океана создается достаточное количество органического вещества, необходимого для богатого развития гетеротрофных организмов. Основная часть органического вещества продуцируется на верхних отделах шельфа до глубины 25-30 м, где образуется в среднем около 90% общей биомассы макробентоса на шельфе (Голиков, Аверинцев, Скарлато, 1974). При этом наиболее важными в биоэнергетической структуре Мирового океана оказываются экосистемы умеренных вод. Ведущее положение в большинстве этих экосистем на верхних отделах шельфа занимают биомы макрофитов, которые благодаря большому обилию (местами до 100 кг/м<sup>2</sup>) и скорости продуцирования способны перекрыть дефицит первичной продукции не только в лежащих ниже афотических зонах, но и в высокоарктических и антарктических водах. Этому способствует и максимальное по обилию и продолжительности развития количество фитопланктона в неретических зонах умеренных широт. Однако, основным источником органического вещества в море, по-видимому, являются макрофиты (Petersen, Boysen-Jensen, 1911; Mann, 1972; и др.).



Огромная биомасса, создаваемая водорослями и морскими травами, лишь в небольшом количестве утилизируется местными фитофагами, а в основном детрифицируется или разносится течениями в виде растворенного органического вещества и взвеси, включаясь в пищевые цепи организмов и в удаленных районах. Кроме того, в подвижных неретических водах умеренных широт, как правило, наблюдается достаточно большое содержание биогенных элементов. Все это способствует богатейшему развитию планктона в водах, покрывающих шельф в вегетационный период, и отсутствию дефицита пищи для планктонных личинок бентосных животных (меропланктона) в этих водах. Соответственно, опираясь на литературные сведения и собственные наблюдения (Голиков, Скарлато, 1969), можно полагать, что пищевой фактор не лимитирует численности промысловых организмов на планктонных стадиях онтогенеза. Действительно, время нереста большинства промысловых видов сочетано во времени (по крайней мере в умеренных и холодных водах) с массовым развитием фитопланктона и достаточным обилием мелких планктонных животных. Количество хищников-планктонофагов в неретических водах по отношению к огромной численности личинок бентосных животных невелико. Поэтому во многих неретических районах хищники также не лимитируют в существенной мере численности меропланктона.

Более важным фактором, по-видимому, активно ограничивающим количественное развитие видов с планктонной стадией в онтогенезе, является недостаток подходящих субстратов для оседания молодежи при прочих благоприятных условиях. Личинки многих видов бентосных, в том числе и промысловых, организмов нуждаются для оседания и успешного развития на ранних постларвальных стадиях онтогенеза во вполне определенном субстрате. Так, например, личинки промысловых моллюсков *Mytilus edulis*, *Patinopecten yessoensis* и др. оседают на слоевища водорослей, или листья морских трав (нитчатый субстрат), личинки устриц — на жесткий субстрат светлого цвета и так далее. Такого типа субстраты располагаются узкой полосой лишь в самой прибрежной зоне. Учитывая это обстоятельство и то, что на значительных пространствах, даже с подходящим субстратом, успешному метаморфозу личинок могут препятствовать другие физико-химические факторы или неподходящее биотическое окружение, масса личинок предельно задерживает метаморфоз и погибает при оседании в неблагоприятных условиях. При наличии благоприятных условий для оседания и развития молодежи на небольших участках, окруженных значительными пространствами с неблагоприятной для этого физико-химической обстановкой, на этих благоприятных участках наблюдается повышенное обилие жизни. Это явление, известное в литературе как эффект убежищ, по-видимому, обуславливает огромную концентрацию жизни и на коралловых рифах, окруженных обширными пространствами олиготрофных тропических вод (Голиков и др., 1973).

Важным фактором, стимулирующим оседание личинок, образующих агрегации видов, является наличие на грунте взрослых особей того же вида. При этом в одних случаях решающую роль играет положительный хемотаксис личинок на вещества, выделяемые взрослыми особями того же вида (Allee, 1931; и др.), а в других - цветовая ориентация личинок к фону, соответствующему окраске родительских особей (Thorson, 1964; и др.).

Численность перешедшей к имагинальному образу жизни молодежи в природных экосистемах в существенной мере снижается хищниками. Так, перешедшая к донному образу жизни молодежь промысловых двустворчатых моллюсков, из-за небольших размеров и относительной беззащитности, в огромных количествах поедается бентосоядными хищниками, в первую очередь - морскими звездами.

Эффект убежищ, достигаемый постановкой искусственных субстратов в участках с прочими благоприятными физико-химическими условиями для оседания и развития молодежи хозяйственно-важных видов, в сочетании с мероприятиями по охране подрастающей молодежи от хищников, может создать условия для значительного повышения продуктивности морских промысловых районов. В этой связи вопрос о том, как происходит формирование эпибиозов на природных или на искусственных субстратах имеет не только теоретический интерес для познания закономерностей биологических сукцессий, но и существенное практическое значение.

С целью изучения этих вопросов нами в заливе Посъета (Японское море) были предприняты эксперименты с постановкой искусственных субстратов для выяснения процесса развития обростаний в этих водах и условий оседания и роста молодежи промысловых видов. Коллекторы, представляющие собой заякоренные плоты с подвешенными к ним заменителями естественных субстратов - хлопчато-бумажными и капроновыми сетями, сизальскими и джутовыми канатами, связками березовых веников, нанизанными на веревку раковинами *Patinopecten yessoensis* и *Grenomytilus grayanus* и т. д. - были выставлены в мае 1965 г. в полузакрытых бухтах и в относительно открытой части залива Посъете. Наблюдения велись вплоть до лета следующего года и продолжают ныне сотрудниками Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии МРХ СССР и Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, находящимися во Владивостоке. Наблюдения показали, что обрастание искусственных субстратов начинается почти сразу же после их постановки. Сначала на субстратах развивается бактериальная пленка и появляются хдопья детрита. Затем субстраты заселяются многочисленными инфузориями и вслед за ними, достигающими огромных плотностей поселения, донными *Diatomea*. В начале июня началось заселение коллекторов организмами мейофауны и появились проростки водорослей. Из организмов мейобентоса наибольшего обилия достигли *Harpacticoida*, число особей которых к середине июня достигало сотен тысяч на 1 м<sup>2</sup> поверхности



субстратов.. Вслед за организмами мейобентоса, на искусственные субстраты в большом количестве начали оседать личинки организмов макробентоса, которые, благодаря быстрому росту, вскоре заняли лидирующее по биомассе положение в развивающихся биоценозах. Такой же в общих чертах порядок развития эпибиозов обрастателей на искусственных субстратах наблюдается и в других районах Японского моря (Горин, 1969), в Средиземном море (Taramelli, Chimenz, 1966; Sentz-Braconnot, 1966; и др.), в Черном море (Долгопольская, Брайко, 1974; и др.), в Балтийском (Arndt *et al.*, 1971; Scheibel, 1974; и др.) и в Северном (Persoone, 1971; и др.) морях, в Мессинском заливе (Горбенко, 1968; и др.) и так далее. Соответственно можно полагать, что сменяемость крупных таксономических групп при сукцессии эпибиозов обрастателей на изолированных от грунта субстратах подчиняется общей закономерности, не зависящей от специфических характеристик среды в каждом районе. Заметно изменяются лишь сроки и скорость сукцессий. В северном полушарии скорость развития биоценозов обрастателей максимальна поздней весной, летом и ранней осенью и резко снижается зимой. В более северных широтах и при сниженной солености обрастание в среднем идет медленнее и менее разнообразно, чем в более южных районах (Meadows, 1969; и др.).

В большинстве случаев после более или менее непродолжительной сукцессии к преобладанию на подвешенных в толще воды субстратах приходят крупные организмы макробентоса, преимущественно сестонофаги и фильтраторы, реже водоросли. Систематическая принадлежность доминирующих видов определяется преобладающими в окружающей акватории организмами. В большинстве районов доминирующая роль в биоценозах обрастателей, после "борьбы" за место на субстрате между различными жизненными формами, переходит либо к *Spongia* (Taramelli, Chimenz, 1966; и др.), либо к *Cyrripedia* (Турпаева, 1967; Багиров, 1968; Long, 1972; Горин, Мурахвери, 1973; и др.), *Hydrozoa*, (Кузнецова, 1967; и др.), *Algae* (Zavodnik, Igić, 1968; и др.), либо к *Bivalvia* (Кузнецова, Зевина, 1967).

В наших экспериментах доминирование видов *Gastropoda* на коллекторах разных типов (наступившее вскоре после развития на них мейофауны и продолжающееся до конца июня) в 1-й половине июля сменялось преобладанием видов *Bivalvia*, которые занимали лидирующее положение в биоценозах обрастаний до конца эксперимента. Такое положение доминантов соответствует климаксному состоянию ряда эпибиозов на естественных субстратах в заливе Посьета.

Последовательная сменяемость доминирования в развивающихся эпибиозах разных крупных систематических групп в зависимости от времени года или фаз развития биоценозов обрастателей наблюдалась и другими авторами (Кузнецова, 1967; Горин, Мурахвери, 1973; Chimenz *et al.*, 1974; и др.). Характерно, что, как показали наши наблюдения, и в планктоне



наблюдалось сначала количественное преобладание личинок *Gastropoda*, а затем *Bivalvia*. Поскольку время (температура) нереста каждой биогеографической группы видов детерминировано, в планктоне наблюдалась сменяемость преобладания личинок животных различных таксономических групп, обусловленная их биогеографической принадлежностью, или же разной продолжительностью времени развития личинок в планктоне, или той и другой причинами вместе.

В заливе Посъета в период наблюдений имела место следующая последовательность нереста видов разных биогеографических групп. В 20-х числах мая, когда температура верхних слоев воды достигла +10 - +12°, начался массовый нерест многих низкореальных видов, в том числе и таких промысловых видов *Bivalvia*, как *Patinopecten yessoensis*, *Grenomytilus grayanus*, *Modiolus difficilis*, *Spisula sachalinensis* и др. К этому времени в меропланктоне доминировали личинки менее теплолюбивого вида *Gastropoda* - *Ephera turrita*. Имелись в планктоне и личинки *Mytilus edulis*, достигающие наибольшего развития позднее. Во 2-й половине июня в меропланктоне начали доминировать личинки перечисленных низкореальных видов *Bivalvia*. В конце июня и в начале июля, когда температура воды достигла +18 - +19°, приступили к нересту субтропические виды, в том числе и такие промысловые организмы, как трепанг - *Stichopus japonicus* и устрица - *Crassostrea gigas*. В конце июля и в августе личинки этих видов начали преобладать в меропланктоне.

Изменение числа видов по мере сукцессии биоценозов обрастателей носит закономерный волнообразный характер. В защищенных и открытых бухтах залива Посъета последовательность изменения числа видов оказывается сходной, но в первых, лучше прогреваемых летом бухтах, эти изменения протекают быстрее и резче (рис. 1 А, В). Кроме того, в защищенных бухтах, по сравнению с открытыми, наблюдалась большая изменчивость числа видов-обрастателей. Наибольшее число видов как в защищенных (10 видов макро- и мейофауны на 1 м<sup>2</sup> поверхности субстрата), так и в открытых (17 видов макро- и мейофауны на 1 м<sup>2</sup> поверхности субстрата) бухтах оседает на хлопчатобумажные сети. В июне нарастание числа видов происходит вначале за счет мейофауны, а затем уже за счет макрофауны, благодаря появлению молодежи *Polychaeta*, *Amphipoda* и таких низкореальных видов *Gastropoda* как *Ephera turrita*, *Homalopoma sangarense*, *Alaba vladivostokensis*, *Setia ornata* и др. К началу июля в защищенных бухтах (а неделей позже и в открытых бухтах) на коллекторах за счет элиминации и миграций происходит сокращение числа видов. Однако, ко 2-й половине июля разнообразие видов на коллекторах вновь увеличивается, главным образом благодаря оседанию личинок ряда видов *Bivalvia*, *Hydrozoa*, и *Bryozoa* из отряда *Chelostomata*. В этот период, сначала в защищенных, хорошо прогреваемых бухтах, и примерно на 2 недели позднее в менее прогреваемых открытых бухтах,

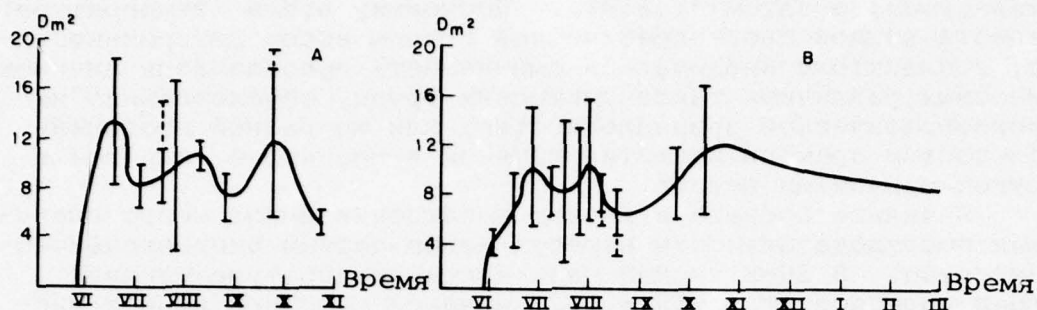


Рис. 1. Изменение числа видов на искусственных субстратах в зависимости от времени их экспозиции: А - в защищенных бухтах; В - в открытых бухтах. На оси ординат - среднее число видов на  $1 \text{ м}^2$  искусственных субстратов; на оси абсцисс - время экспозиции субстратов (месяцы). Вертикальные линии отображают изменчивость числа видов на различных типах субстратов.

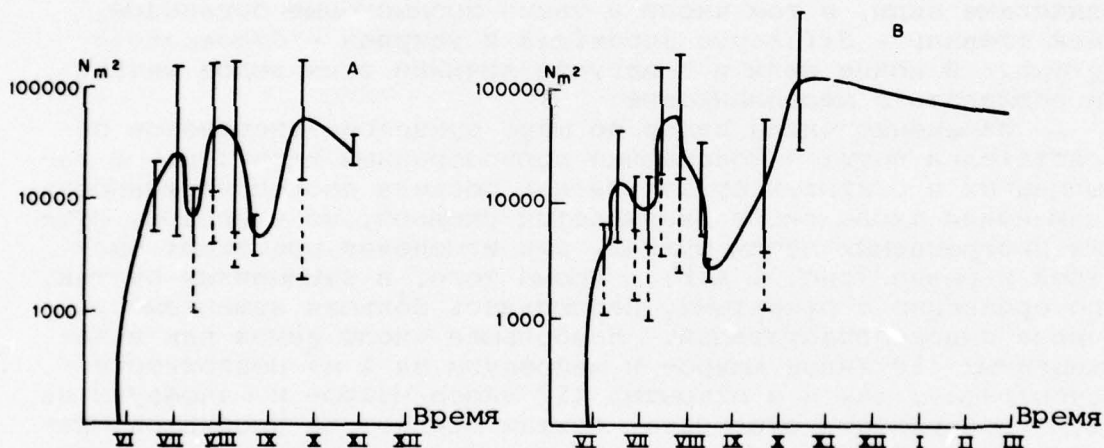


Рис. 2. Изменение плотности поселений организмов на искусственных субстратах в зависимости от времени их экспозиции: А - в защищенных бухтах; В - в открытых бухтах. На оси ординат - средняя плотность поселений организмов на  $1 \text{ м}^2$  поверхности субстратов (логарифмический масштаб); на оси абсцисс - время экспозиции субстратов (месяцы). Вертикальные линии отображают изменчивость числа индивидуумов на различных типах субстратов.

наряду с продолжающими оседать личинками *Mytilus edulis* а также *Musculista senhousia*, на нитчатые субстраты (сети, канаты) произошло оседание личинок *Patinopecten yessoensis*. В начале августа на пустые раковины светлого фона осели личинки *Crassostrea gigas*. К концу августа, по-видимому, отчасти как следствие быстрого роста молоди крупных двустворчатых моллюсков и сокращения свободных площадей на коллекторах, произошло дальнейшее существенное уменьшение числа видов-обрастателей. В сентябре, как результат осеннего пика нереста, на коллекторах произошло новое увеличение числа видов. На них осела молодь таких теплолюбивых видов, как например, *Chlamys farreri nipponensis*. Кроме того, к этому времени обрастатели начали использовать в качестве вторичного субстрата поверхности раковин подросших двустворчатых. Быстрое снижение температуры осенью привело к очередному уменьшению числа видов на искусственных субстратах.

Как видно из изложенного, в процессе сукцессии биоценозов обрастателей не наблюдается стабилизации числа видов на ограниченной площади коллекторов, как можно было бы ожидать, основываясь на модели МакАртура-Вильсона о заселении небольших изолированных островов. Это обстоятельство обусловлено, на наш взгляд, сильными колебаниями условий среды в поверхностном слое прибрежных участков умеренных вод (к которым относится, в частности, и акватория залива Посьета) и усилением межвидовой конкуренции за место, в связи с заселением ограниченной поверхности коллекторов. Отсутствие стабилизации числа видов на искусственных субстратах в морских (Schoener, 1974 a,b; и др.) и пресных (Dickson, Carins, 1972; и др.) водах наблюдается и в других водоемах. Интересно, что максимальное число видов макрофауны на 1 м<sup>2</sup> поверхности искусственных субстратов в заливе Массачусетс (Driscoll, 1968 - 16 видов) и в зал. Посьета (20 видов) оказывается близким.

Плотности поселений организмов на искусственных субстратах испытывают колебания, аналогичные колебаниям числа видов (рис. 2 А,В). Наибольшая изменчивость числа особей на разных типах субстратов (также как и в отношении числа видов) наблюдается в периоды повышения общей численности организмов. Максимальная плотность поселений, превышающая 200.000 особей на 1 м<sup>2</sup> поверхности субстратов, наблюдалась на поверхности нанизанных на веревку пустых раковин *Patinopecten yessoensis* и *Grenomytilus grayanus* в начале июля и в начале августа. Повышение численности организмов на первых этапах сукцессий биоценозов обрастателей (если не принимать во внимание огромную численность бактерий, инфузорий и диатомовых) в 1-й половине июня происходило за счет мейофауны, главным образом *Harpacticoida*. Далее, во 2-й половине июня существенную роль в общей численности биоценозов обрастателей стала играть молодь брюхоногих моллюсков (преимущественно *Epheria turrita*). Новый подъем общей численности видов



биоценозов обрастателей во 2-й половине июля и в начале августа был обусловлен в значительной мере массовым оседанием на коллекторы молоди *Bivalvia* (*Mytilus edulis*, *Musculista senhousia* и др.). Плотность поселений молоди промыслового вида *Patinopecten yessoensis* на искусственных субстратах в этот период достигала 1.000-2.000 особей на 1 м<sup>2</sup> субстратов, тогда как в природных экосистемах на слоевищах *Sargassum pallidum* и *S. myiabei* и листьях *Zostera marina* плотность поселений этого вида не превышала 7-15 особей на 1 м<sup>2</sup> (Golirov, Scarlato, 1970).

После мощной элиминации особей в конце лета, связанной с выпадением из структуры биоценозов обрастателей целого ряда видов (в том числе и молоди *Patinopecten yessoensis*, перешедшей к донному образу жизни) и сокращением численности других видов, произошло новое сильное повышение плотности поселений на коллекторах. Это увеличение численности было обусловлено оседанием молоди нерестящихся в конце лета и осенью видов, а также появлением дополнительных экологических ниш за счет быстрого роста фонообразующих видов двусторчатых моллюсков-обрастателей, поверхность раковин которых дает дополнительные площади для обростаний.

Видовое разнообразие биоценозов обрастателей, измеренное как отношение числа видов (D) к плотности поселений (N) на 1 м<sup>2</sup> поверхности коллекторов, отражает 3 фазы сукцессии этих биоценозов, наблюдающиеся в изменении числа видов и численности по мере процесса обрастания (рис. 3 А, В). Ввиду того, что индекс видового разнообразия (независимо от того, измеряется ли он по Шеннону-Винеру или берется как отношение числа видов к числу индивидуумов; отношение D/N имеет тот же биологический смысл и последовательность изменений, что и информационный индекс Шеннона-Винера), более или менее обратно пропорционален плотности поселений видовых популяций, — максимальное видовое разнообразие наблюдается в периоды снижения численности организмов на коллекторах. Существует мнение, что увеличение видового разнообразия свидетельствует об усложнении системы и достижении ею относительной стабильности. Действительно, максимальное видовое разнообразие, наблюдаемое в 1-й половине июня, соответствует наибольшему развитию биоценозов с преобладанием *Gastropoda* (преимущественно *Ephera turrita*). Разрушение этих биоценозов, связанное с переходом лидирующей (по биомассе) роли к *Bivalvia*, что однако приводит к снижению видового разнообразия. Развитие биоценозов с доминированием *Patinopecten yessoensis* в одних участках и *Musculista senhousia* в других обусловило возрастание видового разнообразия, сопровождавшееся снижением общей плотности поселений и биомассы биоценозов (рис. 4 А, В). Нарушение стабильности этих биоценозов в конце июля и в начале августа, связанное с оседанием на коллекторы субтропических видов, привело к очередному снижению видового разнообразия при увеличении общей биомассы.

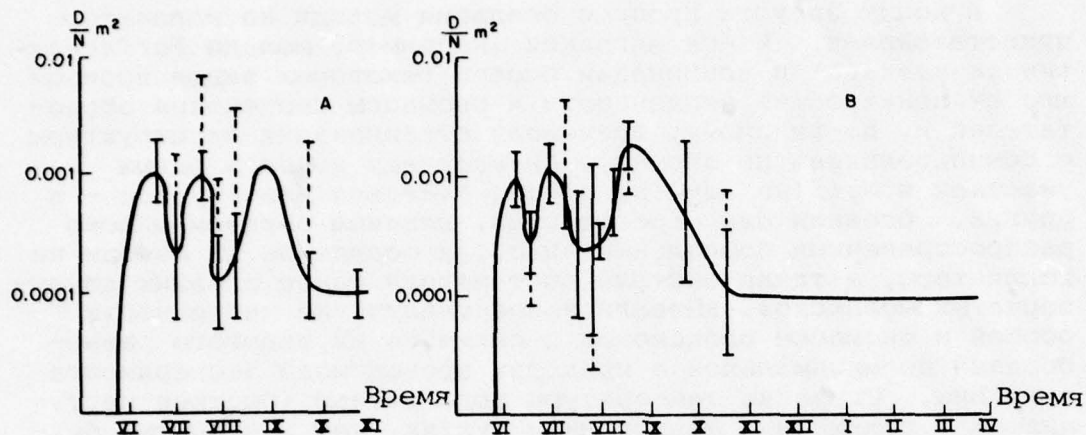


Рис. 3. Изменение видового разнообразия биоценозов обрастателей. На оси ординат - отношение числа видов к числу индивидуумов ( $D/N$ ) на  $1 \text{ м}^2$  поверхности субстратов (масштаб логарифмический). На оси абсцисс - время экспозиции субстратов (месяцы). Вертикальные линии отображают изменчивость видового разнообразия на разных типах субстратов.

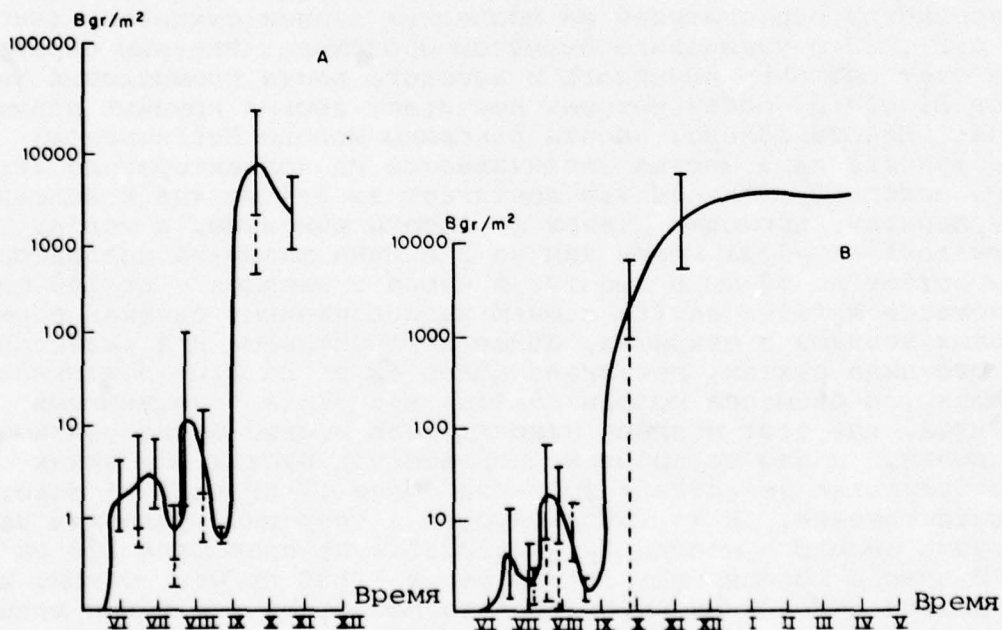


Рис. 4. Изменение биомассы биоценозов на искусственных субстратах в зависимости от времени их экспозиции. На оси ординат - средняя биомасса биоценозов (B) на  $1 \text{ м}^2$  поверхности субстратов (масштаб логарифмический). На оси абсцисс - время экспозиции субстратов (месяцы). Вертикальные линии отображают изменчивость числа индивидуумов на различных типах субстратов.

К концу августа процесс оседания молоди на коллекторы приостановился. Из-за миграции (например, молоди *Patinopecten yessoensis*) и элиминации особей некоторых видов произошло снижение общей численности и биомассы биоценозов обрастателей и, по-видимому, временная стабилизация их структуры с доминированием по биомассе *Crassostrea gigas* в одних участках и *Mytilus edulis*, *Algae*, *Hydrozoa* или *Bryozoa* - в других. Осенний пик нереста ряда, главным образом широко распространенных бореальных видов, и осаждение их молоди на коллекторы, а также быстрый рост молоди ранее осевших двустворчатых моллюсков, вызвали новое увеличение численности особей и биомассы биоценозов и снижение их видового разнообразия до минимальной в пределах проводимого эксперимента величины. Снижение температуры воды осенью (быстрее наступившее в защищенных мелководных бухтах, чем в открытых бухтах) привело к прекращению оседания молоди на коллекторы, резкому замедлению биологических процессов и к стабилизации видового разнообразия на достигнутом низком уровне.

Размах колебаний индекса видового разнообразия, померенному по Шеннону-Винеру, составил на коллекторах от 0.5 до 2.1 информационных бит, что свидетельствует о весьма существенных изменениях числа видов и плотности поселений организмов в биоценозах обрастателей в процессе их сукцессии.

Обращает на себя внимание быстрое увеличение биомассы биоценозов обрастателей на последних этапах сукцессии (рис. 4 А, В). Это увеличение биомассы происходит главным образом за счет быстрого линейного и весового роста промысловых видов *Bivalvia*, особи которых достигают весьма крупных размеров. Действительно, высота раковины молоди *Patinopecten yessoensis* за 3 месяца увеличивается на коллекторах до 20-30 мм, молодь *Mytilus edulis* достигает за 3-4 месяца к холодному периоду, примерно, такой же высоты раковины, а молодь *Crassostrea gigas* менее чем за 2 месяца жизни на коллекторах вырастает до 60 мм в высоту, а через 5 месяцев - до 100 мм. Биомасса *Mytilus edulis* осенью на подвешенных связках березовых веников в открытых, более перспективных для разведения этого вида бухтах, достигала более 42 кг на 1 м<sup>2</sup> поверхности фашины, а биомасса молоди *Crassostrea gigas* в защищенных бухтах, где этот моллюск находит себе весьма благоприятные условия, за это же время на подвешенных пустых раковинах *Patinopecten yessoensis* достигла более 17 кг на 1 м<sup>2</sup> поверхности раковин. В той же акватории в природных условиях на грунте биомасса молоди *Mytilus edulis* не превышала 270 гр/м<sup>2</sup> а биомасса молоди *Crassostrea gigas* - 850 гр/м<sup>2</sup>. О том, что биомасса sessильных организмов на подвешенных в толще воды искусственных субстратах возрастает быстрее и достигает больших величин, свидетельствуют и литературные сведения (Gulliksen, 1972; и др.). На находившихся в толще воды субстратах в других участках Японского моря *Mytilus edulis* достигает биомассы более 41.5 кг/м<sup>2</sup> (Горин, Бойкова, 1975), а



в Баренцевом и Белом морях - до 25 кг/м<sup>2</sup> (Кузнецова, Зевина, 1967). У Курильских островов на субстратах, подвешенных в толще воды, обычны биомассы до 22 кг/м<sup>2</sup> (Рудякова, 1967), а в Каспийском море обрастания на искусственных субстратах *Balanus improvisus* и *Mytilaster lineatus* достигают биомассы 18 кг/м<sup>2</sup> (Багиров, 1968).

Изложенный материал свидетельствует о том, что развитие жизни на искусственных субстратах носит фазный характер. По мере обрастания субстратов происходит закономерная смена биоценозов, в которых лидирующая роль переходит от видов с небольшими размерами особей к более крупным организмам. На конечных этапах сукцессии в районах обитания эпибионтных промысловых видов, имеющих планктонную стадию в онтогенезе, лидирующую роль в биоценозах обрастателей на подходящих субстратах захватывают эти виды. Огромные биомассы, создаваемые, например, промысловыми видами двустворчатых моллюсков на искусственных субстратах, и простота их выращивания, позволяет полагать, что создание искусственных субстратов в неретических водах есть один из наиболее простых способов повышения полезной продуктивности прибрежных морских экосистем.

## ЛИТЕРАТУРА

- Багиров Р. М. 1968. Количественное распределение морского обрастания на западном побережье Среднего и Южного Каспия.--Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол., 6, 3-8.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А. 1969. Научные обоснования для организации управляемых подводных хозяйств, разработанные с помощью легководолазной техники. Сб. "Подводные исследования", 60-66. М., "Наука".
- Голиков А. Н., Краснов Е. В., Москалев Л. И., Наумов Д. В. 1973. Сравнительно-экологический анализ некоторых биоценозов верхних отделов островных шельфов в тропических водах западной части Тихого океана.--Океанология, 13,1: 158-172.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г., Скарлато О. А. 1974. Некоторые закономерности распределения жизни на верхних отделах шельфа и роль умеренных вод в биоэнергетической структуре Мирового океана. Сб. "Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана", 133-135. Л.
- Горбенко Ю. А. 1968. Формирование первичной слизистой пленки на предметах, погруженных в море, в районе литорали Мексиканского залива. Сб. "Исслед. Центр. Американск. морей", вып. 2, 112-125. Киев, "Наукова думка".
- Горин А. Н. 1969. Материалы по обрастанию экспериментальных пластин в портах северо-западной части Японского моря.--Реф. научн. работ Ин-та биол. моря, 1: 56-59. Дальневост. фил. Сиб. отд. АН СССР.
- Горин А. Н., Мурахвери А. М. 1973. Сезонная динамика оседаний и рост баянусов и мидий в заливе Петра Великого.--Экология, 2: 86-89.
- Горин А. Н., Бойкова О. С. 1975. Динамика численности мидий *Mytilus edulis* в обрастаниях буев залива Петра Великого Японского моря. Сб. "Биология шельфа", 34-35. Владивосток.
- Долгопольская М. А., Брайко В. Д. 1974. Значение организмов обрастания в продуктивности прибрежных районов Черного моря. Сб. "Биол. продуктивность южн. морей", 81-91. Киев, "Наукова думка".

- Кузнецова И. А. 1967. Обрастание в губе Дальне-Зеленецкой и испытание противообрастающих покрытий.--Тр. ин-та океанолог., 85: 49-53. АН СССР.
- Кузнецова И. А., Зевина Г. Б. 1967. Обрастание в районах строительства приливных электростанций на Баренцевом и Белом морях.--Тр. ин-та океанолог., 85: 18-28. АН СССР.
- Рудякова Н. А. 1967. Обрастание судов, плавающих в дальневосточных морях севернее Японского моря.--Тр. ин-та океанолог., 85: 3-17. АН СССР.
- Турпаева Е. П. 1967. К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах обрастания.--Тр. ин-та океанолог., 85: 43-48. АН СССР.
- Allee W. 1931. Animal aggregation. The study in general sociology. Chicago Univ. Press.
- Arndt E. A., Meyer U., Konzarek M., Lihmitz R., Westendorf J. 1971. Untersuchungen am Pfahlbewuchs vor Kühlungsborn und Warnemünde in den Jahren 1968-1969. Wiss. Z. Univ. Rostok Math.-naturwiss. R., 20, N 1: 7-18.
- Chimenz G. C., Rivosecchi T. E. 1974. Osservazioni sulle biocenosi inorostanti piastre di eternit immerse a diversa profondità nel norto di Civitavecchia.--Boll. pesca piscicoltura e idrobiol., 28,1: 77-100.
- Dickson K. L., Carins J. R. 1972. The relationship of freshwater macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the MacArthur-Wilson equilibrium model.--Amer. Midland Nat., 88,1: 68-75.
- Driscoll E. G. 1968. Sublittoral attached epifaunal development in Buzzards Bay, Massachusetts.--Hydrobiologia, 1-2: 27-32.
- Golikov A. N., Scarlato O. A. 1970. Abundance, dynamics and production properties of edible bivalves *Mizuchopecten yessoensis* and *Spisula sachalinensis* related to the problem of organization of controllable submarine farms at the western shores of the Sea of Japan.--Helgoländer wiss. Meeresunters., 20: 498-513.
- Gulliksen B. 1972. Spawning, larval settlement, growth, biomass and distribution of *Ciona intestinalis* L. (Tunicata) in Borgenfjord, North-Trøndelag, Norway.--Sarsia, 51: 83-96.



- Long E. R. 1972. Studies of marine fouling and boring off Kodiak Island, Alaska.--Mar. Biol., 14,1: 52-57.
- Mann K. N. 1972. Macrophytes production and detritus food chains in coastal waters.--Mem. Inst. Ital. Idrobiol. Lott. M. Marchi., 29, suppl., 353-383.
- Meadows P. S. 1969. Sublittoral fouling communities on northern coasts of Britain.--Hydrobiologia, 39, 3-4: 273-294.
- Persoone G. 1971. Ecology of fouling on submerged surfaces in a polluted harbor.--Vie et milieu, A (22) suppl., 22,2: 613-636.
- Petersen C. G., Boysen-Jensen P. 1911. Valuation of the sea, I: Animal life of the sea bottom, its food and quantity.--Report of Danish Biol. Station, XX, 3-79.
- Scheibel W. 1974. Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic Sea, II: Meiofauna.--Mar. Biol. 28,3: 165-168.
- Schoener A. 1974a. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands.--Amer. Nat., 108,964: 715-738.
- Schoener A. 1974b. Colonization curves for planar marine islands.--Ecology, 55,4: 818-827.
- Sentz-Braconnot E. 1966. Données écologiques sur la fixation d'invertébrés sur des plaques immergées dans la rade de Villefranche-sur-mer.--Internat. Rev. ges. Hydrobiol., 51,3: 461-484.
- Taramelli E., Chimenz C. 1965-1966. Studi sperimentali e sistematici sue "fouling" nel porto di Civitavecchia.--Rend. Accad. naz. XL, 16-17: 151-187.
- Thorson G. 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates.--Ophelia, 1: 167-208.
- Zavodnik D., Igić L. 1968. Zapazanja obrastaju okoline Rovinja.--Thalassia jugosl., 4: 55-68.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ВИДОВЫМ РАЗНООБРАЗИЕМ СООБЩЕСТВА  
И ОБИЛИЕМ РАСТИТЕЛЬНояДНЫХ ЖИВОТНЫХ (МОЛЛЮСКОВ)  
НА СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ НОВОЙ АНГЛИИ

Jane Lubchenco Menge  
Biological Laboratories  
Harvard University  
Cambridge, Massachusetts 02138

Литорины - *Littorina littorea* - наиболее многочисленны растительноядные моллюски среднего и нижнего горизонтов литорали, а также литоральных луж вдоль всего скалистого побережья Новой Англии. Мною экспериментально исследовано воздействие, которое оказывает растительноядный моллюск на обилие и разнообразие водорослей в литоральных лужах, а также на погруженных субстратах (т.е. на скалах, обнажающихся только при малой воде). Эти данные сопоставлялись с результатами лабораторных опытов по выявлению предпочтительного питания моллюсков. Полевые наблюдения показывают, что эти растительноядные моллюски контролируют обилие и видовой состав водорослей в литоральных лужах на верхней литорали. В этих лужах самое высокое видовое разнообразие водорослей (как Н' - обилие, так и число видов) наблюдается при наличии средних плотностей поселения *Littorina*. Эти взаимоотношения между видовым разнообразием водорослей и плотностью поселения растительноядных литорин, графически выражаемое параболической кривой, зависит от того, что наиболее активно выедаемые моллюсками водоросли относятся к роду *Enteromorpha*, и принадлежат к числу наиболее конкурентно способных видов, преобладающих над другими водорослями, обитающими в литоральных лужах. Умеренное выедание их моллюсками позволяет другим видам водорослей сохраниться, тогда как интенсивное выедание приводит к снижению как численности особей, так и числа видов.

Предпочтение к определенной пище остается тем же и у моллюсков, обитающих на обнажающихся субстратах (как на средней литорали, где доминируют фукоиды, так и на нижней литорали, где доминирует *Chondrus*), но конкурентные взаимоотношения растений иные, по-видимому, из-за иных физических условий среды. Предпочитаемые моллюсками виды водорослей угнетены в конкурентном отношении, в связи

с чем выедание их литоринами уменьшает видовое разнообразие обитающих здесь водорослей. На обнажающихся субстратах наблюдается отрицательная линейная зависимость между видовым разнообразием водорослей ( $H'$  или число видов) и плотностью поселения *Littorina*.

Таким образом, эти растительноядные моллюски оказывают сильно различающееся воздействие на видовое разнообразие водорослей в литторальных лужах и на обнажающихся субстратах. Главная причина этого кроется в различном соотношении между предпочитаемой моллюсками пищей и разными конкурентными взаимоотношениями водорослей в этих двух местообитаниях. Полученные данные и сделанные на их основании выводы могут характеризовать в обобщенном виде воздействие многих консументов: в том случае, когда конкурентно доминирующие виды предпочитаются консументами, наблюдается параболическое соотношение между разнообразием выедаемых видов и плотностью поселения потребителя; в случае, когда конкурентно угнетенные виды входят в состав пищи, предпочитаемой консументами, наблюдается обратная зависимость между видовым разнообразием водорослей, выедаемых моллюсками, и плотностью поселения консумента.



СТРУКТУРА МЕСТООБИТАНИЯ, ИЗОБИЛИЕ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ  
ХИЩНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ, ОБИТАТЕЛЕЙ КОРАЛЛОВЫХ  
РИФОВ

Alan J. Kohn  
Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98195

Конечная цель данной программы исследований - проследить за ходом эволюционных процессов, которые привели к очень высокому биотическому разнообразию тропических коралловых рифов в противоположность другим морским сообществам. Наличие родов и семейств, включающих большое число обитающих совместно видов, сильно способствует столь большому разнообразию. Непосредственные цели исследования следующие: 1) понять, каким образом виды со сходными экологическими требованиями используют ресурсы в устойчивых многовидовых сообществах и 2) какие факторы окружающей среды наиболее сильно влияют на видовое разнообразие и изобилие.

В настоящем докладе кратко рассматривается первая проблема, а основное внимание уделено второй, причем в качестве модельного примера нами взят род *Conus*. Экологические характеристики всех видов сравниваются во всех возможных парных сочетаниях для определения способов использования ресурсов совместно обитающими видами, принадлежащими к одному и тому же роду. В целом установлено, что 1) многие видовые пары полностью отличались как в отношении пищи, так и в отношении микроусловий обитания; 2) питание сходно редко так же, как и микроусловия обитания; 3) виды со сходными микроусловиями обитания мало сходны или совсем не сходны в отношении пищи; 4) виды со сходным питанием мало сходны в микроусловиях обитания, величина перекрытия в этом случае мала ( $K = 0.2$ ); 5) существует ряд исключений из вышеупомянутых сочетаний экологических требований; 6) некоторые из этих исключений относятся к таким же хищным брюхоногим моллюскам, сходным по размерам и плотности популяций с конусами, но принадлежащим к семействам *Muricidae* и *Mitridae*.

Вопрос о том, какие специфические особенности местобитания определяют видовое разнообразие и плотность поселений, разрешался в условиях двух различных типов

местообитания на рифе. На литоральных отмелях с очень малой топографической сложностью местообитания наличие убежищ от суровых физических условий, а также, по-видимому, хищничества, сильно влияет на плотность поселений и видовое богатство как конусов, так и других хищных брюхоногих моллюсков. Это было доказано как корреляционным анализом, так и экспериментальным увеличением сложности местообитания путем добавления подходящих искусственных убежищ.

Сублиторальные рифовые платформы представляют собой среду, топографически более сложную, физически более благоприятную и более пятнистую (разнообразную) по условиям, чем литоральные отмели. Так как многие "пятна" по своим микроусловиям не отвечают экологическим требованиям хищных брюхоногих моллюсков, популяции значительно менее плотны, а видовое разнообразие более высокое. Предварительные анализы показывают, что для рода *Copis* плотность поселений и видовое разнообразие прямо связаны с определенной пропорцией субстрата, представляющего собой водорослевый дерн, закрепляющий тонкий слой песка, и обратно связаны с наличием живого покрова из кораллов. Отбор по микроусловиям обитания, ясно, зависит как от наличия пригодной пищи, так и избегания неподходящего субстрата.

Таким образом, биогенная структура микроусловий обитания на коралловых рифах глубоко влияет на пищевые цепи, в которых брюхоногие являются первичными хищниками.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОТЛИЧИЯ МЕЖДУ  
ГЕОГРАФИЧЕСКИ РАЗДЕЛЕННЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ  
БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *CONUS MILIARIS*

Alan J. Kohn  
Department of Zoology  
University of Washington  
Seattle, Washington 98195

В большей части тропической Индо-Вест-Пацифической области обнаружен мелкий хищный брюхоногий моллюск *Conus miliaris*, который обычно обитает на литорали и на коралловых рифах в зоне мелководной сублиторали, где он в типичных случаях встречается совместно с 4-20 видами, входящими в тот же род. Однако у острова Пасхи, наиболее изолированного острова в Тихом океане, этот род представлен только *C. miliaris* и еще одним, недавно открытым и, очевидно, редким видом. Обнаружение такого района, где обитает только одна группа родственных видов, которые обычно встречаются совместно на всей площади их географического распространения, дает возможность попытаться решить некоторые вопросы, представляющие большой научный интерес для эволюции и экологии в широком смысле.

1. Какие морфологические черты отличают особи изолированной популяции от особей того же вида из основных популяций? Дают ли возможность эти отличия выявить географический источник происхождения изолированной популяции?

Морфометрическое изучение процесса развития раковины *Conus* позволило провести объективный анализ таксономической значимости отдельных характеристик. Раковины *C. miliaris*, обитающего у о. Пасхи, сильно отличаются по семи из девяти характеристик от таковых у особей из двух поселений в районе восточной Полинезии; в то же время между особями, обнаруженными в двух пробах, взятых у Полинезии, значительных различий ни по одной из этих характеристик не обнаружено. Анализ окраски раковины путем применения спектрофотометрии в отраженном свете также дает возможность найти отличия у особей *C. miliaris*, обитающих у о. Пасхи, от обитающих в более центральной части Индо-Вест-Пацифики. При морфометрическом сравнении зубов радул у особей с о. Пасхи с таковыми у особей из центральных мест обитания



вида особых отличий не найдено. Однако особи с о. Пасхи имеют заметно более мелкие зубы (пропорционально длине раковины) по сравнению с особями из других изученных популяций.

2. Закончился ли направленный отбор, действовавший на маленькую группу основателей, возникший при смене среды, условия которой экологически отличались от условий предшествовавшего местообитания?

У о. Пасхи, так же как и в других местах, *C. miliaris* питается исключительно полихетами. Однако у *C. miliaris*, обитающего у о. Пасхи, пища на 79% состоит из 7 видов полихет, которые в других местах лишь редко или вовсе не поедаются им. Это подтверждает гипотезу, предполагающую, что *C. miliaris* экологически перестроился в ответ на изменение доступных источников питания у о. Пасхи.

3. Расширились ли у особей изолированной популяции экологические требования при отсутствии близкородственных потенциальных конкурентов?

Глубины, на которые проникает *C. miliaris* у о. Пасхи больше, а его пища более разнообразна, чем в поселениях ближе к центральной части ареала, где *C. miliaris* обитает совместно с несколькими, а иногда с большим числом близкородственных видов, и это в известной мере свидетельствует об экологическом освобождении.

4. Наблюдается ли при этом расширении экологических требований тенденция использовать те пищевые ресурсы, которые могли бы быть использованы ныне отсутствующими близкородственными видами?

Несколько видов полихет, которыми питаются брюхоногие моллюски *C. miliaris* у о. Пасхи, а не в других местах обитания вида, составляют значительную часть питания других видов *Conus* в центральной Индо-Вест-Пацифической области. Это указывает на то, что, до некоторой степени, расширение экологических требований *C. miliaris* у о. Пасхи направлено на ресурсы, которые использовались бы отсутствующими родственными видами, если бы они присутствовали здесь, или в случае колонизации ими побережья о. Пасхи в будущем.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭПИБЕНТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

Ronald H. Karlson  
Duke University Marine Laboratory  
Beaufort, North Carolina 28516

С осени 1970 года в Бофорте, штат Северная Каролина (США) ведутся исследования эпибентических сообществ обрастателей. В результате двух полевых исследований (в первом случае использовались пластины - искусственные субстраты для оседания, во втором - сваи) была разработана модель сообщества, включающая некоторые явления, присущие сообществам сидячих организмов. К ним относится, в частности, стохастический процесс восполнения, который приводит к неоднородному пространственному распределению видов. Вероятный характер выбора места для оседания при наличии одинаково пригодного для обитания субстрата - наиболее важен для видов, скорость пополнения которых невысока и у которых успешно оседают лишь немногие личинки. В этих случаях оседание сильно зависит от доступности требующейся площади подходящего субстрата. Действительное место оседания по отношению к местоположению других видов, обитающих в сообществе, представляет собой другую стохастическую черту, которая может влиять на структуру сообщества. Результатом пространственного разделения потенциальных конкурентов в отношении субстрата может быть как замедление доминирования одного из конкурирующих видов, так и полная изоляция их друг от друга.

При построении данной модели сообществ по стохастическому пополнению искусственно воспроизводились с девятью видами, отобранными из сообщества обрастателей в Бофорте, основываясь на полученных полевых данных о скорости пополнения таких сообществ. Места оседания в пределах одномерного множественного поселения определялись методом случайного распределения. Скорость пополнения и темп роста приведены к определенному масштабу как пространственному, так и временному. Рост, идущий в направлении заселенного пространства, за пределы мест оседания, приводил к конкурентным встречам. Полевые данные об обрастании использованы для выявления иерархии конкуренции (конкурентных взаимоотношений). Наблюдения интенсивности и селективности хищничества со стороны морских ежей в природных условиях

показали, что это, по-видимому, единственная причина смертности или исчезновения тех или иных видов из состава сообщества.

Эксперименты по моделированию проводились при разных степенях интенсивности и селективности давления со стороны хищников. При отсутствии всякого хищничества доминировали превосходящие конкуренты (губки *Haliclona* и *Halichondria* и одиночная актиния *Styela*). При усилении хищничества наиболее многочисленной была мшанка *Schizoporella*. Скорость восполнения этой мшанки высока, и в полевых опытах можно было часто наблюдать быстрое оседание ее личинок и быстрое обрастание ею погруженных пластин. Когда хищничества видоизменялось так, что прекращалась элиминация гидроида *Hydractinia*, высокая интенсивность хищничества селективно помогла этому виду. Наблюдения в природных условиях показали, что этого гидроида обычно обнаруживали на сваях, где морские ежи создали подходящий первичный субстрат для поселения *Hydractinia*. Скорость пополнения *Hydractinia* очень низка, и *Hydractinia* очень редка на ненарушенных поверхностях. Кроме того, именно *Hydractinia*, главным образом, не подвергалась влиянию хищничества со стороны морских ежей на искусственных субстратах-сваях.

Эта модель предполагает наличие дополнительных механизмов, которые благоприятствуют существованию *Hydractinia* в составе сообществ обрастателей в Бофорте. Она указывает также на значение взаимодействия между процессами хищничества, конкуренции и восполнения для возникновения определенной структуры сообщества. В дальнейшем планируется преобразование модели в двухмерную и распространение ее на другие сообщества эпибентоса. Данная модель очень хорошо подходит для анализа относительных влияний сложных конкурентных взаимоотношений (например, на уровне семейств) и для анализа тех стохастических процессов восполнения, которые, как известно, играют важную роль в ряде тропических сообществ, обитающих на рифах.



## СОХРАНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ В СКРЫТЫХ СООБЩЕСТВАХ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

J.B.C. Jackson

Department of Earth and Planetary Sciences  
The Johns Hopkins University  
Baltimore, Maryland 21218

Большая часть площади твердой поверхности коралловых рифов приходится на щели и другие углубления самого рифа. К самым обычным типам субстратов, скрытых на передних склонах рифов Карибского моря, относятся нижние поверхности скелетных образований слоистых кораллов, таких, как *Agaricia*, *Montastrea*, *Mycetophyllia* и некоторых *Porites*. На этих субстратах обитает разнообразная фауна, включающая 300-500 видов. Губки, эктопрокты, колониальные асцидии и кораллиновые водоросли занимают самую большую часть данных субстратов. Свободное пространство почти полностью отсутствует (не заселены максимум 1-5%), и конкурентная борьба за пространство (конкурентное исключение) очень интенсивна. Практически все нижние поверхности кораллов являют многочисленные примеры обрастания одного вида другим.

Экспериментальные исследования на скалистой литорали показали, что при отсутствии нарушений на субстратах доминируют один или несколько видов. Большее разнообразие возникает в результате нарушений, вызываемых либо хищничеством, либо какими-то физическими процессами. В результате этого появляется свободное место для ранее угнетенных конкурентов. Подобное поддержание данного уровня разнообразия зависит от иерархии конкурентоспособностей видов (Вид А > Вида Б > Вида В, но Вид А > Вида В), а также от максимального влияния нарушения, действующего на конкурентно доминирующий Вид А.

В скрытой системе рифа нет явного фактора, вызывающего нарушение, но, тем не менее, сохраняется высокое разнообразие. Наличие различных типов межвидовой конкуренции может служить объяснением такого отличающегося поведения сообщества. Предварительные опыты указывают на существование токсинов у губок (аллелохимикалий), способных вызывать прекращение питания или даже гибель эктопроктов. Косвенные данные позволяют предположить, что у всех основных

групп животных, обитающих на рифе, имеют место аллелохимические взаимодействия. Аллелохимическое влияние, по-видимому, достаточно специфично, так как ни одна из губок не является причиной гибели или прекращения питания всех видов эктопроктов, находящихся под их воздействием.

Наличие определенных механизмов видовой конкуренции служит в качестве альтернативного, но дополнительного типа поддержания разнообразия в пространственно ограниченных системах при отсутствии высокого уровня нарушений. Этот тип требует, чтобы конкурентоспособности организмов, занимающих это пространство, не могли быть выражены простой линейной иерархией. Вместо этого такие системы могут строиться на основе сложных конкурентных взаимоотношений (конкурентной сети) (Вид А > Вида Б > Вида В, но Вид В > Вида А) по сравнению с обычной конкурентной иерархией.

Чем больше видов и чем многочисленнее и сложнее конкурентные сети этой системы, тем медленнее каждый отдельный конкурирующий доминант будет занимать пространство и тем меньше требуется внешних нарушений для поддержания данного уровня разнообразия внутри системы. Исследования, проведенные этим летом, показали, что конкурентная сеть характерна как для скрытой, так и для открытой рифовой среды. Основной вопрос заключается в том, почему некоторые системы характеризуются линейной иерархией, а некоторые - сложной конкурентной иерархической сетью.

## РОЛЬ СТРУКТУРНОЙ РАЗНОРОДНОСТИ В СИСТЕМЕ МОРСКОЙ ИНФАУНЫ

Sarah Ann Woodin  
Department of Earth & Planetary Sciences  
The John Hopkins University  
Baltimore, Maryland 21218

Исследовались распределение и обилие скопления инфауны, обитающей на литорали (-0.03 м высоты прилива) в Томс Кове на острове Ассатиг, Вирджиния. Сбор проб проводился ежемесячно от марта 1974 года до октября 1975 г. В скоплении доминировали как по числу видов, так и по числу особей полихеты. Численно преобладали виды семейств *Spionidae* (*Spio* spp. и *Streblospio benedicti*), *Chaetopteridae* (*Spiochaetopterus oculatus*) и *Cirratulidae* (*Tharax acutus*). *Diopatra cuprea* из сем. *Onuphidae* сильно отличается своими размерами и большой, выступающей над грунтом трубкой. Пробы брались на участках с *Diopatra* и без нее, чтобы определить влияние *Diopatra* на остальную инфауну. Участки с выступающими трубками исследовались отдельно. Обилие инфауны значительно увеличивается с увеличением численности *Diopatra*. Пробы, выбранные концентрически вокруг трубки, показали, что это увеличение ограничивается площадью 0.01 м<sup>2</sup> и толщей 16 см. Чтобы отделить влияние самого червя, *Diopatra*, от влияния его трубки и холмика около трубки, были созданы искусственные участки, имитирующие поселения с высокой плотностью *Diopatra* (6/0.01 м<sup>2</sup>). Для этого использовались колышки и пластиковые соломинки. Соломинки были согнуты и установлены на колышках в грунте на участках 0.01 м<sup>2</sup> без *Diopatra*. Спустя пять месяцев обилие инфауны на этих участках практически не отличалось от такового на участках с соответствующей плотностью поселения *Diopatra* в естественных условиях. Таким образом, на инфауну влияет не сам червь, а его трубка.

Использовались устройства для изоляции от хищников, чтобы подтвердить гипотезу о том, что значительное увеличение численности инфауны при наличии трубок *Diopatra* было следствием уменьшения давления со стороны хищников. Значительных различий в плотности инфауны не наблюдалось, когда применялись устройства без боковых сторон, а также без верха, по сравнению с контрольными участками. Однако



численность инфауны значительно увеличилась на полностью изолированных участках по сравнению с контрольными; при этом исчезли различия, вызываемые присутствием или отсутствием *Diopatra*. При применении тех устройств, которые изолировали главного хищника *Callinectes sapidus*, такого увеличения численности инфауны не наблюдалось. Таким образом, значительное увеличение численности инфауны при наличии высоких плотностей поселения ( $6/0.01 \text{ м}^2$ ) *Diopatra cuprea* зависит не от червя, а от трубок, а также от уменьшения давления со стороны хищников.

## СТРУКТУРА ДВУХ СООБЩЕСТВ, ОБИТАЮЩИХ НА МЯГКИХ ГРУНТАХ УЛЬТРА-АБИССАЛИ

Robert R. Hessler  
Scripps Institution of Oceanography  
La Jolla, California 92093

За последние пять лет выполнения глубоководной программы Скриппсовского океанографического института, мы смогли собрать бентосные пробы вдоль двух ультра-абиссальных впадин: Алеутской - на глубине 7300 м и Филиппинской - на глубине 9600 м. В противоположность предыдущим исследованиям сбор проб проводился приборами с малой площадью захвата грунта, что позволяет выявить лишь взаимодействие особей, но не популяций. Хотя объем собранного материала невелик, но при его обработке получены интересные данные, заслуживающие обсуждения.

Применив в качестве орудия сбора дночерпатель площадью  $0.25 \text{ м}^2$  в Алеутской впадине при численности  $1272 \text{ экз/м}^3$  мы получили такие высокие показатели биомассы, которые характерны для батинальных глубин вдоль границ материкового шельфа. В то же время видовой состав был очень немногочисленным, гораздо беднее, чем в других глубоководных сообществах. Это может быть объяснено особенностями снабжения пищей, а также стабильностью окружающей среды. Это главные факторы, контролирующие жизнь всех глубоководных сообществ. Обнаруженная высокая биомасса, по-видимому, является результатом высокой продуктивности в вышележащих слоях вод. Наиболее вероятная причина бедности видового состава заключается в том, что режим осадкообразования очень неустойчив. Частые проявления сейсмической активности в сочетании с высокой скоростью накопления осадков в этом районе временами приводит к тому, что осадкообразование идет с катастрофической скоростью, которая значительно выше возможностей сообщества выжить и вновь восстановиться.

Для Филиппинской впадины также характерна бедность видового состава, а грунтовые колонки указывают на вторичное сглаживание ложа впадины, что свидетельствует о неравномерном ходе осадкообразования. В этом районе биомасса ниже, чем в Алеутской впадине, что, возможно, связано либо с меньшей продуктивностью вышележащих слоев, либо в большей глубиной Филиппинской впадины.

В бентосных группировках (сообществах) Алеутской впадины по сравнению с другими глубоководными сообществами необычно обильны аплакофоры, энтеропнеусты и эхиуриды. В бентосе Филиппинской впадины эхиуриды также необычно обильны. Объяснить столь необычные соотношения трудно, поскольку сведений об аутоэкологии этих групп недостаточно.

Применение в Филиппинской впадине фотокамер, снабженных приманкой и ловушками, позволило выявить еще одну особенность фаунистического состава. На мертвой рыбе, использовавшейся в качестве приманки, скапливалось громадное количество амфипод. Это всупает в противоречие с тем, что известно о батимальных и абиссальных глубинах, где обычно наиболее многочисленны рыбы и декаподы. Найти подходящий ответ для данного случая столь же трудно, как и для вышеуказанных. Возможно, большое гидростатическое давление неблагоприятно сказывается на рыбах и декаподах. Однако можно предположить также, что амфиподы в ходе эволюции хорошо адаптировались к перемене характера питания.



СРАВНЕНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ  
ГОЛОЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ И АКТИНИЙ (С УЧЕТОМ ПОВЕДЕНИЯ  
ЖИВОТНЫХ ПРИ ВЫБОРЕ ПИЩИ И ВЛИЯНИЯ ОКРУЖАЮЩИХ УСЛОВИЙ)  
У ВОСТОЧНОГО И ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ США

Larry G. Harris  
Department of Zoology  
University of New Hampshire  
Durham, New Hampshire 02824

Нами выявлено, что питающийся актиниями голожаберный моллюск *Aeolidia papillosa* обитает в сулбиторали как восточного, так и западного побережья США среди поселений актиний *Metridium senile*. Динамика популяций *Aeolidia* у восточного и западного побережий очень сильно отличается одна от другой, а это, в свою очередь, влияет на структуру популяций *Metridium*. Для популяций *A. papillosa*, обитающих у восточного побережья, характерны крупные сезонные изменения, причем высокая численность взрослых особей поддерживается в течение зимы, а размножение в основном происходит весной. Уменьшение численности *Aeolidia* прямо связано с увеличением питания крабов и питающихся у дна рыб. *Metridium senile* снабжены эффективными приспособлениями (нематоцистами) для защиты против хищников — *Aeolidia*. При этом защитные реакции прямо связаны с повреждениями, вызываемыми нападающими голожаберными моллюсками. Молодь *Aeolidia* вначале нападает на крупных актиний, но когда защитная реакция со стороны последних оказывается более интенсивной, переключаются на менее крупные особи. Из-за подобного поведения *Aeolidia* при выборе жертвы выживают только защищенные от нападений крупные актинии, прикрепленные в стороне от главного поселения. Таким образом, типичная популяция *Metridium* состоит из одиночных крупных особей и совместных поселений крупных и мелких особей.

Для популяций *Aeolidia*, обитающих у западного побережья, характерно отсутствие сезонности, размножение идет в течение всего года. В популяциях *Aeolidia* доминируют молодые неразмножавшиеся особи, что типично для популяций, численность которых находится под контролем хищников. Популяции *Metridium* состоят из менее плотных поселений, а средний размер актиний меньше. Можно предположить, что

воздействие хищников на популяции *Aeolidia* столь велико, что последние не могут сильно влиять на численность популяции *Metridium*.

Лабораторные опыты показали, что *A. papillosa* используют в пищу, кроме *Metridium senile* большинство видов актиний, обитающих в умеренных водах. Однако многочисленные популяции *Aeolidia* были обнаружены только совместно с *Metridium*. Можно предположить, что в эволюции всех предпочитаемых моллюсками видов актиний проявлялись один или более вариантов выживания, например, выход на литораль поселения одиночными особями, а также другие как активные, так и пассивные способы защиты, которые в ходе эволюционного процесса не дали возможности *Aeolidia* даже при активном размножении подавить эти виды актиний, кроме обычного, образующего крупные скопления сублиторальной актинии *Metridium senile*.

Численность популяций *Aeolidia* как вдоль восточного, так и западного побережья находится под контролем со стороны хищников. В условиях резких сезонных изменений у восточного побережья у однородных популяций выявлены регулярные и резкие отклонения от равновесия популяции (осцилляции). В противоположность этому, популяции, обитающие вдоль западного побережья, более стабильны, а структура сообщества более сложна и сезонные изменения незначительны. Данные этих сравнительных исследований служат подтверждением гипотезы стабильность-время. Можно предположить также, что существует обратная связь между устойчивостью сообщества и его сложностью.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРЫ  
И ПОВЕДЕНИЯ СООБЩЕСТВА НА СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ  
В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Bruce A. Menge  
Department of Biology  
University of Massachusetts  
Boston, Massachusetts 02125

Цель настоящего экологического исследования - выявление путей возникновения и сохранения структуры сообществ. Основное значение имеют две проблемы: 1) градиенты видового разнообразия и 2) стабильность сообщества. Мною предложена графическая модель, которая предполагает, что особенности видового разнообразия в зависимости от окружающих условий являются результатом конкурентных взаимоотношений (между видами верхнего трофического уровня) и хищничества, действующего на виды нижних трофических уровней. Относительное общее значение этих взаимоотношений на структуру сообщества находится в обратной зависимости от степени жесткости окружающей среды. В жестких (сравнительно изменчивых, непредсказуемых, стрессовых) условиях трофическая структура проста (трофические уровни малочисленны), и конкуренция оказывает наибольшее влияние на структуру сообщества. В менее жестких (менее изменчивых, более предсказуемых, бесстрессовых) условиях трофическая структура более сложна, так как более слабые физиологически хищники не угнетаются условиями окружающей среды. В таких сообществах хищничество оказывает самое большое общее воздействие на структуру сообщества, а конкуренция важна для образования связей между хищниками верхних трофических уровней. В самых сложных по структуре и трофике сообщества конкурентные взаимоотношения могут иметь значительное регулирующее влияние и на низких трофических уровнях, так как, по-видимому, виды этих уровней избегают контроля со стороны своих хищников (т.е. среднего трофического уровня), которые, в свою очередь, контролируются хищниками верхних уровней. Обсуждаются результаты экспериментов, проведенных, главным образом, в сообществах скалистой литорали и подтверждающие прогнозы нашей модели.

Можно предположить, что сообщества, обитающие в очень стабильных физических условиях, очень хорошо при приспособлены к ним и полно приспособлены к изменению этих



условий, тогда как сообщества, обитающие в нестабильных условиях, теоретически не обладают высокой устойчивостью, зато очень упруги (т.е. хорошо приспособлены к изменениям условий). Представленные данные, полученные на скалистой литорали Новой Англии, в известной мере подтверждают эти гипотезы. Я предполагаю, что эти особенности поведения сообщества складываются из следующего: 1) различий в жизненных циклах доминирующих видов и 2) различий в интенсивности биологических взаимодействий, особенно между хищниками и их добычей. Таким образом, сообщества при неустойчивости окружающей среды обладают сравнительно высокой упругостью (приспособляемостью), но не стабильны, так как доминирующие виды относительно высоко приспособлены к меняющимся условиям (ранее созревают, недолго живут, быстро растут, обладают большой скоростью восполнения), и хищничество на них не влияет. Для живущих сообществ при постоянных условиях внешней среды характерна низкая степень упругости, зато высокая стабильности, так как доминирующие виды относительно долговечны (поздно созревают, долго живут, медленно растут, обладают низкой скоростью воспроизводства) и интенсивность хищничества в этих сообществах настолько высока и постоянна, что возможность избегания его доминирующими видами сильно понижается.